АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVII

10

ОКТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1962 ЛЕНИНГРАД

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 47 (1962) № 10

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

Н. Н. Галахов

ФИТОФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И В ДРУГИХ РАЙОНАХ СССР

С 4 рисунками

(Получено 15 IX 1961)

Калининградская область — крайний западный район СССР, граничащий с Балтийским морем. Помимо непосредственного влияния последнего, здесь довольно сильно сказывается воздействие Атлантического океана, откуда часто поступают теплые и влажные массы воздуха. Это обстоятельство в большой степени определяет общий режим местных климатических условий в течение всех сезонов года. Мера континентальности климата области (для Калининграда) составляет всего 25%.

I. Закономерности климатического режима

Анализ длительности синоптических процессов и различных климатических явлений показывает, что в среднем многолетнем выражении они близки к пяти дням (Hellmann, 1883; Мультановский, 1933; Schmauss, 1938, 1941, и др.). Отсюда представляется целесообразным и все климатические данные показывать в периодах указанной длительности — в пентадах (Галахов, 1938, 1959). Тогда все особенности климатического режима, обычно нивелированные в средних месячных значениях, выявляются довольно заметно.

По синхронному ходу всех элементов климата представляется возможным определить время наступления естественных сезонов года, а также выделить в пределах сезонов отдельные характерные периоды — фазы сезонов года. В таком именно плане и представлены на рис. 1 средние многолетние климатические данные по Калининграду.

В е с е н н и й с е з о н длится 18 пентад, приблизительно 92 дня (25% длительности года). Выделяется четыре фазы сезона. Первая из них — «снеготаяние» (1—15 III) — характеризуется дневной температурой от 0 до 3°, и ночной — ниже 0°. Осадков выпадает мало, облачность значительная (6 баллов).

Вторая фаза — «послезимье» (16 III—31 III). Для нее характерно: повышенное атмосферное давление (преобладание антициклонической погоды), уменьшение облачности (до 4 баллов), значительный рост дневной температуры (от 4 до 7°), повышается и ночная температура, доходя к концу фазы до 0°. Суточная амплитуда температуры равна 8°. Увеличивается вероятность и сухих дней (в 13 час. дня относительная влажность воздуха равна или менее 50%). В течение второй фазы весны наблюдается возврат холодов, нередко с образованием временного снежного покрова, почему фаза и квалифицируется как «послезимье».

С 1 по 30 IV проходит третья фаза сезона — «нарастание весны». Она характеризуется значительным прогреванием воздушных масс: дневная температура повышается от 8° в начале фазы до 15° в ее конце. Ночная минимальная температура становится положительной. Прекращаются случаи выпадения снега. В связи с прогреванием почвы и воздуха усиливаются процессы конвекции, увеличивается количество облаков нижнего яруса и осадков, возобновляется грозовая деятель-

ность. К концу фазы заметно возрастает вероятность сухих дней, с небольшой степенью вероятности наблюдаются и очень сухие дни (относительная влажность в 13 час. равна и менее 30%).

Последняя фаза весны — «предлетье» (1—31 V). Прогревание воздушных масс продолжается, но уже более замедленными темпами, сви-

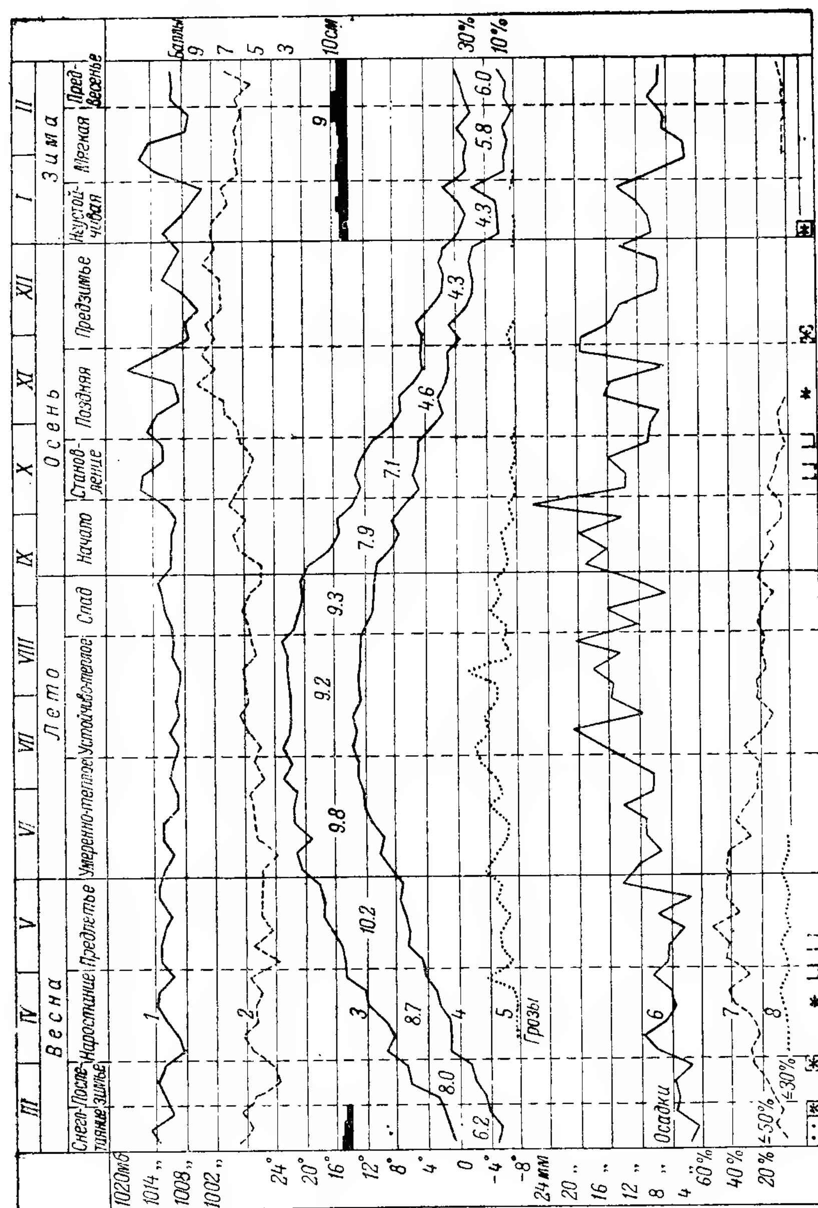


Рис. 1. Средние многолетние климатические данные для Калининграда по сезонам года.

1 — атмосферное давление (в мб); 2 — нижняя облачность (в баллах); 3 — температура воздуха максимальная (в °С); 4 — температура воздуха минимальная (в °С); 5 — грозы; 6 — осадки (в мм); 7 — влажность воздуха в 13 час.; 8 и 9 — глубина снежного покрова (в см). *Цифры* между кривыми 3 и 4 — средние суточные температуры воздуха.

детельствующими о приближении лета. В этот отрезок времени отмечается наименьшая облачность, наибольшая вероятность сухих дней. Суточная амплитуда температуры воздуха в силу преобладания антициклонического характера погоды достигает годового максимума (10.1°). Прекращаются заморозки не только в воздухе, но и на почве.

Летний сезон длится несколько больше трех месяцев (29% длительности года). Первая его фаза — «умеренно-теплое лето» (1 VI—10 VII). Дневная температура воздуха держится в пределе 20—23°,

ночная — от 8 до 13°. Происходит значительное возрастание количества осадков с параллельным ростом облачности и снижением вероятности сухих дней.

Центральная фаза сезона — «устойчиво-теплое лето» (11 VII—20 VIII). Для нее характерно: очень ровный ход предельных суточных температур воздуха, максимальное развитие грозовой деятельности, дальнейшее возрастание количества осадков и уменьшение вероятности сухих дней. Очень сухие дни отсутствуют совсем.

Заключительная фаза сезона — «спад лета» (21 VIII—10 IX). Начинается снижение тамературы воздуха, уменьшение грозовой деятельности. Вследствие развития антициклонической погоды (рост атмосферного давления) происходит уменьшение количества осадков.

Осенний сезон в Калининградской области, приморской по своему положению, характеризуется наибольшей длительностью (отепляющее влияние моря): несколько более трех с половиной месяцев, или 31% длительности года. Для первой фазы сезона — «начало осени» (11 IX—5 X) — характерно развитие циклонической деятельности. В соответствии с этим происходит увеличение количества осадков (максимальное в году), увеличение облачности и довольно заметное снижение температуры воздуха как в дневное, так и ночное время года, уменьшение суточной амплитуды температуры до 7.9° в среднем. Заметно уменьшается и вероятность сухих дней.

Вторая фаза сезона — «становление осени» (6 X—25 X). В это время усиливается антициклоническая погода, в связи с чем уменьшаются облачность и осадки, продолжается снижение темнературы, отмечаются первые заморозки на почве, а затем и в воздухе.

С конца октября осень вступает в свою вторую половину. Третья фаза сезона — «поздняя осень» (26 X—25 XI) — характерна колебаниями атмосферного давления: периоды относительно сухой погоды сменяются дождливой, наблюдаются случаи выпадения снега. Облачность возрастает до своего годового максимума к концу фазы. Температура воздуха заметно понижается, ее суточная амплитуда резко уменьшается (4.6° вместо 7.1° во второй фазе осени).

Четвертая фаза осени (26 XI—31 XII) уже характеризует предзимние условия. Наблюдаются случаи временных снежных покровов. Ночная минимальная температура держится ниже 0°, дневная максимальная в пределе 4—1° тепла. Суточная амплитуда достигает своего годового минимума, 4.3°. Облачность очень большая, 8 баллов. В начале фазы отмечаются случаи грозовых явлений.

Зимний сезон — наиболее короткий сезон года в условиях приморского климата Калининграда — 17% длительности года. Первая фаза сезона — «неустойчивая зима» (1—20 I) — характеризуется значительными колебаниями температуры воздуха. Часты оттепели. Снежный покров мал, иногда разрушается. Отмечаются случаи грозовых явлений (при поступлении теплого воздуха с Атлантики). Вторая фаза зимы (21 I—15 II) более устойчива. Давление воздуха преимущественно повышенное, облачность становится меньшей, осадков мало. Снежный покров невысок, но наиболее устойчив в течение всей зимы.

Последняя фаза зимнего сезона (15—28 II) отмечается уже чертами предвесеннего характера. Большая длительность дня и более высокое положение солнца в полуденные часы суток обусловливают возрастающее действие радиационного фактора климатообразования и производного от него термического фактора. Однако влияние охлажденных водных масс моря начинает тормозить нагревание воздушной среды и температура последней (по сравнению с континентальными местностями) повышается медленно. В предвесенний период начинают наблюдаться случаи сухих дней, облачность около 6 баллов. Осадков выпадает немного.

Влияние моря, естественно, наиболее отчетливо сказывается в прибрежной зоне. По мере удаления в глубь области оно уменьшается; влияние материка, наоборот, возрастает. Заморозки весной в прибрежной зоне прекращаются в конце апреля, в средней части области (Черняховск) — на четыре дня, а на восточной окраине (Нестеров) уже на 10 дней позднее. Средние многолетние данные для пяти пунктов, обозначенных на рис. 2, таковы: первый и последний в году мороз в пос. Рыбачьем при-

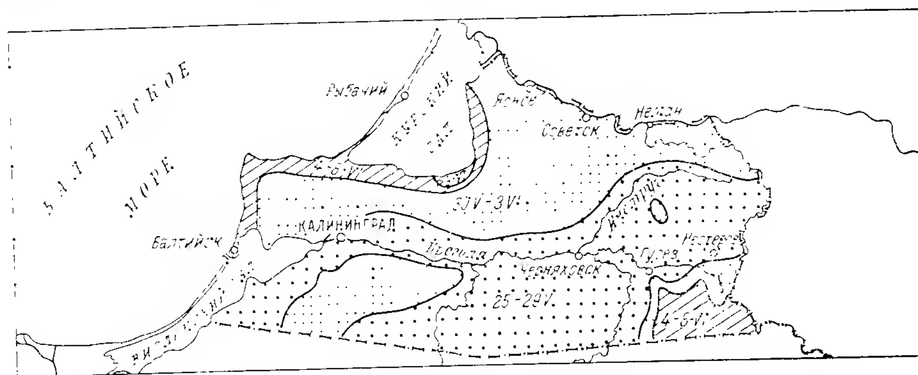


Рис. 2. Зацветание ржи озимой в Калининградской области в 1937 г.

ходятся в среднем на 23 IV и 2 XI, а средняя продолжительность безморозного периода — 192 дня; соответственно в Советске — 6 V и 13 X, 159 дней, в Калининграде 24 IV и 24 X, 182 дня, в Черняховске 28 IV и 20 X, 194 дня и в Нестерове 4 V и 16 X, 164 дня.

Осенью наблюдается обратная картина. В Рыбачьем заморозки начинаются на 17 дней позднее, чем в Нестерове, и на 20 дней позднее, нежели в Советске. Безморозный период в центральной части области короче, чем в прибрежной зоне, на полторы-две недели, а на востоке — до трех недель и более.

Детальные наблюдения, произведенные в дневные часы летнего сезона 1939 г. на серии пунктов между Калининградом и побережьем моря (Lettau, 1940), показали наличие трех зон, прослеживаемых как в направлении с севера на юг (табл. 1), так и с востока на запад (табл. 2).

ТАБЛИЦА 1

Разницы температур воздуха в направлении с севера на юг, от моря к Калининграду

Пункты	Расстояние от берега моря (в км)	Даты наблюдений				
		26 V	31 V	17 VI — 17 VI		22 VI
Урез воды	—	9.8[1]	14.0[1]	15.8[1]	15.8[1]	15.7[1]
	—	10.0[2]	16.0[2]	18.3[2]	18.5[2]	17.0[2]
Дюна	0.1	1.2	1.2	1.9	1.9	—
Пункт № 8	0.5	4.0	4.3	6.7	5.0	3.5
Пункт № 7	3.7	4.5	5.0	8.6	8.5	4.2
Пункт № 6	7.3	5.1	6.3	8.8	9.5	4.0
Пункт № 5	10.6	5.5	6.6	8.7	10.3	5.2
Пункт № 4	15.0	7.0	7.0	9.5	10.5	6.0
Пункт № 3	17.4	6.5	7.0	10.7	10.7	6.5
Пункт № 2	22.5	7.3	7.0	10.7	10.5	7.2
Пункт № 1 (Калининград)	28.0	7.4	7.3	10.7	11.2	7.5

[1] Температура воды.
[2] Температура воздуха.

Первая зона, непосредственно примыкающая к морю (первые 500 м), характеризуется наиболее быстрыми (на 4—5°) изменениями температуры: повышение ее при движении от моря и понижение ее при приближении к нему. Во второй зоне (до 15 км от моря) температура изменяется уже довольно медленно: в среднем на 2.0—2.5°. Наконец, в третьей зоне (свыше 15 км от моря) изменения температуры становятся уже незначительными и притом нерегулярными. Аналогичные закономерности можно видеть и в распределении влажности воздуха (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Распределение температуры воздуха, относительной и абсолютной влажности воздуха в направлении с востока на запад (8 VI 1939)

Пункты	Расстояние от Калининграда (в км)	Время наблюдений	Температура (в °С)	Относительная влажность воздуха (в %)	Абсолютная влажность (в мм)
Пункт № 1, г. Калининград	—	11 ч. 26 м.	25.5	44	10.4
Пункт № 1а, вне города	—	11 » 26 »	24.9	42	9.8
Пункт № 2	8.3	11 » 44 »	24.6	34	8.0
Пункт № 3	18.6	11 » 58 »	24.4	44	10.0
Пункт № 4	25.0	12 » 07 »	22.1	52	10.3
Пункт № 5	30.7	12 » 14 »	20.1	52	9.2
Пункт № 6	36.2	12 » 20 »	19.0	55	9.0
Пункт № 6а, высокий берег	36.6	12 » 35 »	17.5	60	9.0
Урез воды у берега моря	36.7	12 » 39 »	17.5	66	8.4
Температура воды	—	12 » 45 »	15.0	—	—

Таким образом, можно говорить о том, что в приземных условиях (в условиях наибольшего трения, торможения воздушных токов) отчетливое влияние моря на температуру и влажность воздуха в летнее время сказывается на расстоянии 15 км. Хорошей иллюстрацией к сказанному могут служить данные массовых фенологических наблюдений над зацветанием озимой ржи на соответствующей части территории области (рис. 2).

II. Фитофенологические явления и закономерности

Все отмеченные выше сезонные закономерности климатического режима оказывают влияние на развитие растений. В соответствии с изменяемостью среды в течение года осуществляется годовой цикл развития растений, разделяющийся на четыре крупных естественных этапа — сезоны года. Каждый сезон года обнимает собою довольно длительный период времени, и хотя он в целом определяется некоторыми общими чертами, присущими ему, но все же начало каждого сезона будет иметь значительные отличия от середины или конца сезона. Отличия эти в растительном мире в основном определяются различной интенсивностью развития последнего: количеством видов, вступающих в определенную фазу, и сменой самих фаз развития.

Нами были обработаны многолетние фенологические наблюдения, полученные для ряда пунктов (Балтийск, Калининград, Черняховск, Гусев), расположенных примерно на одной широте от западной до восточной границы области, и данные для одного пункта (Ясное) — на севере области. По Балтийску и Калининграду имеются длительные ряды наблюдений (1916—1938 гг.). Полные фенокалендари по обоим пунктам опубликованы нами в Агроклиматическом справочнике по Калинин-

градской области (1961). Остальные пункты наблюдений располагают меньшим периодом лет наблюдений (преимущественно с 1926 по 1938 г.).

В первой фазе весны отмечаются феноявления только в неорганической природе (сход снежного покрова, вскрытие рек). Для второй фазы весны (16—31 III) характерно цветение некоторых древесных растений, проходящих эту фазу развития раньше облиствения: орешник *Corylus avellana* L., ольха *Alnus glutinosa* Gaertn. Из травянистых в это время цветут: подснежник *Galanthus nivalis* L., мать-мачеха *Tussilago farfara* L., печеночница *Hepatica triloba* Choix. Зацветание орешника в Балтийске по многолетним средним приходится на 16 III. В Калининграде, уже удаленном от непосредственного влияния моря, это феноявление отмечается на 13 дней позднее — 29 III, а на востоке области — 2 IV (г. Гусев). Если исключить данные по Балтийску, который по своему положению является островным пунктом, то скорость продвижения зацветания орешника по территории области с запада на восток составит 4 суток (около 28 км в сутки).

В третью фазу весны (1—30 IV) отмечается цветение следующих растений, также проходящих эту фазу раньше облиствения: ива *Salix caprea* L., вяз *Ulmus laevis* Pall., кизил *Cornus mas* L. Из травянистых цветут: чистяк *Ficaria ranunculoides* Roth, ветреницы *Anemone ranunculoides* Roth, *A. nemorosa* L. На рубеже между третьей и четвертой фазами весеннего сезона наблюдается начало облиствения конского каштана *Aesqulus hippocastanum* L. К этому времени разница в развитии растений между крайним западом и востоком области составляет трое суток. Скорость продвижения указанного феноявления составляет около 50 км в сутки.

Первая половина предлетья (1—15 V) характеризуется цветением таких древесных видов, у которых эта фаза развития происходит одновременно или почти одновременно с началом облиствения; таковы: береза *Betula pubescens* Ehrh., клен *Acer platanoides* L., бук *Fagus sylvatica* L., дуб *Querqus pedunculata* Ehrh., а также терн *Prunus spinosa* L., вишня *Prunus cerasus* L. и др. В середине мая зацветает конский каштан *Aesqulus hippocastanum* L.

Вторая половина предлетья (16 V—10 VI) определяется цветением многих кустарников: жимолости *Lonicera tatarica* L., *L. xylosteum* L., сирени *Syringa vulgaris* L., ракитника *Cytisus laburnum* L., боярышника *Crataegus oxyacantha* L., бересклета *Euonymus europaeus* L. и др. Из деревьев цветут: рябина *Sorbus aucuparia* L., сосна *Pinus silvestris* L. Характерным является также массовое цветение травянистой растительности на лугах, обусловливающее красочные аспекты. Разница в развитии растений между западом и востоком области к концу последней фазы весны уменьшается до 1—2 дней.

Для первой фазы лета характерно цветение таких кустарников как жасмин (*Philadelphus coronarius* L.), бузина черная (*Sambucus nigra* L.), снежноягодник (*Symphoricarpus racemosa* Michx.), бирючина (*Ligustrum vulgare* L.), из травянистых — ряда злаков, зонтичных. Происходит также зацветание ряда травянистых растений на участках с наиболее теплоемкой средой — водных растений: кувшинки *Nymphaea candida* Presl, частухи *Alisma plantago* L., сусака *Butomus umbellatus* L.

В течение этого периода вследствие значительного прогревания материка развитие растений на востоке области начинает ускоряться, осуществляется в более ранние сроки. К концу первой—началу второй фазы лета это опережение развития растений на востоке области по сравнению с ее западом достигает уже 3—4 дней. Липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) зацветает в Гусеве 5 VII, а в Калининграде и Балтийске VII.

Центральная фаза летнего сезона характеризуется созреванием плодов у целого ряда деревьев и кустарников (береза, черемуха, бузина красная, жимолость обыкновенная, акация желтая), у многих садовых культур (вишня, смородина, крыжовник), а также созреванием сельскохозяйственных культур (рожь, пшеница, ячмень, овес). Ускорение в развитии растений, наметившееся в восточных, более континентальных районах области еще в первую фазу лета, сохраняется и позднее; это достаточно наглядно иллюстрируется (рис. 3) сроками уборки овса (по массовым фенологическим наблюдениям).

В последнюю фазу лета созревают плоды рябины; появляются первые признаки приближения осени: начало изменения окраски листвы у лип, берез. Указанная фаза («спад лета») характеризуется также зацветанием последнего в вегетационном сезоне растения — осеннего безвременника; это феноявление свойственно западным районам европейской территории СССР.

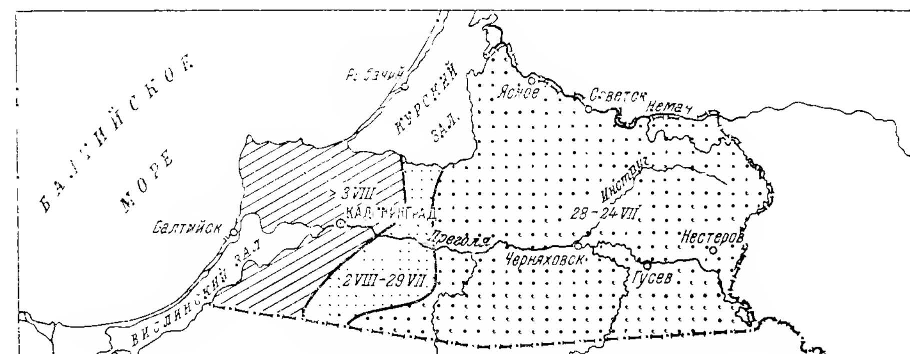


Рис. 3. Начало жатвы овса в Калининградской области в 1937 г.

В начальную фазу осени продолжается созревание плодов у следующих растений: конский каштан *Aesqulus hippocastanum* L., бузина *S. nigra* L., бересклет *Euonymus europaeus* L., бирючина *L. vulgare* L., дерен *Cornus sibirica* Lodd. В последних двух пентадах сентября—первой пятидневке октября происходит массовая раскраска листвы у клена *Acer platanoides* L., конского каштана *Ae. hippocastanum* L., лип *T. platyphylla* Scop., *T. cordata* Mill. Наступление феноявлений на востоке области продолжает ускоряться, но, естественно, в силу уже других условий среды, чем в периоды раннего и полного лета, начинается процесс выхолаживания подстилающей поверхности и приземных масс воздуха.

К сожалению, за отсутствием соответствующих фенологических данных по Черняховску и Гусеву, количественную оценку указанного обстоятельства приходится давать приближенно, по более северно расположенному пункту — Ясному. Так, если массовая раскраска листвы у липы мелколистной в Калининграде происходит ранее Балтийска на 7 дней, то в Ясном это наблюдается на 5 дней ранее, чем в Калининграде.

В местности, непосредственно примыкающей к морю, осенние фенопроцессы начинаются позднее и протекают медленнее, сказывается отепляющее влияние нагретого за лето моря. Располагая соответствующими данными по Калининграду и Балтийску, приводим (табл. 3) сведения о времени наступления полной осенней окраски листвы у всех наиболее распространенных в области древесных пород. В Балтийске указанная фенологическая фаза (в среднем для всех восьми видов) наступает на 8 дней позднее, чем в Калининграде.

В течение второй и в начале третьей фаз осени заканчивается раскраска листвы и листопад у всех деревьев и кустарников, происходит увядание и прекращение вегетационной деятельности и у травянистых

растений. Наибольшая продолжительность этого периода в жизни растений наблюдается на крайнем западе области. В Балтийске он длится около 40, в Калининграде — 35 дней.

Период зимнего покоя растений, в значительной степени вынужденный, наиболее короток в Балтийске — около 100 дней. Это определяется местоположением последнего: на узкой перемычке суши, омываемой с одной стороны водами Вислинского залива, с другой — незамерзающим Балтийским морем. В Калининграде длительность периода покоя растений уже значительно большая: 120, а на севере области (Ясное) до 140 дней.

В отдельные годы развитие растений в большой степени определяется характером погоды. Оно то ускоряется по сравнению со средними сроками, то, наоборот, замедляется, запаздывает. Так, в 1920, 1930, 1934 гг. все фитофенояввления весной наступали на 15—20 и даже несколько более дней раньше своего среднего многолетнего срока. Ускоренный темп развития растений сохранялся и летом, и лишь к осени он перешел в депрессивный: фенояввления наблюдались позже среднего времени. Однако в 1921 г. экспрессивный характер развития растений сохранился не только весной и летом, но и осенью, т. е. в течение всего вегетационного периода. Интересно отметить, что и зима 1921 г. была очень теплой, в январе снега не было, производились некоторые сельскохозяйственные работы: вывозка удобрений и даже пахота.

ТАБЛИЦА 3

Полное изменение окраски листвы деревьев на западе Калининградской области

Виды	Калининград	Балтийск	Разность в днях
Клен остролистный	20 IX	5 X	—15
Каштан конский	22 IX	2 X	—10
Липа крупнолистная	25 IX	4 X	— 9
Липа мелколистная	26 IX	6 X	—10
Береза пушистая	6 X	9 X	— 3
Бук лесной	6 X	11 X	— 5
Дуб черешчатый	11 X	16 X	— 5
Ясень обыкновенный	13 X	18 X	— 5

В отдельные годы (1917, 1924, 1929), наоборот, растения развивались весной с запозданием на 20—25 дней против многолетней средней. В течение вегетационного периода запаздывание постепенно уменьшалось, но еще в конце лета оно достигало 3—4 дней.

Наконец, наблюдаются годы, когда темпы развития растений в течение всего вегетационного периода меняются не один раз, т. е. ускорение сменяется запаздыванием, запаздывание ускорением. Такую картину, например, можно было наблюдать в 1927 г. Тогда, в марте и апреле, растения развивались на 7—10 дней ранее средних сроков. Разгар весны и умереннотеплое лето отличались уже депрессивным характером: фитофенояввления отмечались на 7—12 дней позднее среднего времени. В последующие фазы запаздывание уменьшилось до 5 дней. В сентябре—октябре динамика фенояввлений была уже экспрессивной (ускорение от 2 до 8 дней).

Анализ предельных колебаний сроков наступления фенояввлений по отдельным годам позволяет выявить интересные закономерности у растений, относящихся к разным биоморфам. Наибольшие феноамплитуды свойственны травянистым растениям, наименьшие — деревьям. Кустарники занимают среднее положение. Отмеченное обстоятельство находится в прямой связи с режимом тепла и влаги в различных приземных слоях атмосферы. Более всего колеблются количественные показатели температуры и влажности воздушной среды в припочвенном слое, что и накладывает определенный отпечаток на развитие травянистых растений.

Кустарники характеризуют условия тепла и влаги уже на значительно ином уровне от почвы, равном в среднем 1,5 м. Здесь колебания температуры и влажности воздуха более умеренные и амплитуды различных фаз развития у кустарников в целом меньшие, чем у травянистых растений. Наконец, у деревьев, средняя высота крон которых достигает 10 м, феноамплитуды еще меньшие, чем у кустарников. Режим тепла и влаги в пологе крон деревьев более ровный, по сравнению с припочвенным слоем.

Но кроме этих главных закономерностей в фенологии различных ярусов растительности, необходимо еще отметить наличие сезонных закономерностей. Феноамплитуды во всех ярусах при всяких экологических условиях бывают наибольшими весной. В летнее время амплитуды уменьшаются и в осенний сезон обнаруживают тенденцию к наименьшей своей величине за вегетационный период. Эти сезонные закономерности изменения феноамплитуд связаны, естественно, с сезонными изменениями различных составляющих климата: света, влаги и тепла.

Температура воздуха — важнейший элемент климата и притом элемент синтетический. В нем хорошо отражены воздействия всех компонентов климатообразования: солнечной радиации, атмосферной циркуляции и подстилающей поверхности. В силу указанного температура воздуха и характеризуется ярко выраженной сезонной изменчивостью, оказывает ведущее воздействие на развитие природы.

Благодаря наибольшей прозрачности атмосферы весной вследствие малого влагосодержания и наименьшей запыленности напряжение солнечной радиации и интенсивность освещения в это время года достигают наибольших количественных значений. В силу указанного в термическом состоянии поверхности слоев почвы и приземных масс воздуха наблюдаются довольно резкие колебания в течение суток: днем — интенсивный нагрев, ночью — не менее интенсивное охлаждение вследствие сильного излучения тепла. Суточная амплитуда температуры воздуха (на уровне 2 м, по наблюдениям в метеорологических будках) достигает в среднем 10°, суточная амплитуда относительной влажности воздуха 20—30%. В припочвенном слое воздуха эти колебания выражены еще резче. Отсюда и наибольшие величины феноамплитуд весной, в особенности у травянистых растений.

Почвенный покров и водоемы достигают наибольшего нагревания во вторую половину летнего сезона. Запасы тепла, аккумулированные подстилающей поверхностью в течение лета, обеспечивают замедленное снижение температуры воздушной среды осенью. В этом же направлении действует и наибольшая экранизация самой атмосферы в конце лета—начале осени: наибольшее содержание в ней водяного пара и атмосферной пыли. Суточные амплитуды температуры и влажности воздуха достигают наименьших значений во второй половине осеннего сезона. Разница между дневной и ночной температурой воздуха близка к 5°, относительная влажность воздуха в течение суток колеблется чаще всего в пределах 10—15%. Указанное обстоятельство определяет тенденцию наименьших величин феноамплитуд в осенний сезон. Тенденция к уменьшению величины феноамплитуды для фазы цветения от весны к лету во всех ярусах растительности выражена довольно определенно. Так, если для ранневесенних травянистых растений феноамплитуда равна в среднем 40 дням, то в летний сезон феноамплитуда становится значительно меньшей, около 30 дней.

У кустарников феноамплитуда для весны равна в среднем выводе 33, для лета — 30 дням. При этом на общем фоне сезонного изменения феноамплитуды можно подметить еще некоторые детали, связанные с особенностями климатического режима. Так, в конце весны—начале лета у ряда видов растений, зацветающих в указанное время (барбарис, бересклет, бузина черная и др.), наблюдается значительное увеличение феноамплитуды, на 5—7 дней. Это обстоятельство, по-видимому, связано с возвратами холодов, случающимися на рубеже двух сезонов или, чаще, в период

ТАБЛИЦА 4

Сроки наступления некоторых фенопвлений вдоль 54—55 параллели

Сезонные явления	Леммингтон	Калининград	Смоленск	Муром	Уфа	Омск	Головинская	Николаевск-на-Амуре	Амплитуда фенопвлений	Амплитуда фенопвлений
	1	2	3	4	5	6	7	8	1—5	1—8
Зацветание орешника	25 II	29 III	15 IV	20 IV	24 IV	—	—	—	+58 дн.	—
Зацветание черемухи	9 V	9 V	13 V	16 V	18 V	21 V	27 V	5 VI	+9 дн.	+27 дн.
Зацветание липы мелколистной	10 VII	9 VII	8 VII	4 VII	2 VII	—	—	—	−8 дн.	—
Полная раскраска листвы у березы	14 X	8 X	7 X	5 X	4 X	28 IX	22 IX	20 IX	−10 дн.	−24 дн.
Продолжительность периода в днях										
1—4 (от зацветания орешника)	230	195	175	168	163	—	—	—	—	—
2—4 (от зацветания черемухи)	168	153	147	142	139	130	118	107	—	—

первой фазы лета,[1] в отдельные годы достигающих значительной силы.

У деревьев, зацветающих в течение летнего сезона, также обнаруживается тенденция к уменьшению феноамплитуд по сравнению с весной. Весной феноамплитуда в среднем (по области) равна 30, летом 28 дням.

Аналогичная тенденция к уменьшению величин феноамплитуд от лета к осени замечается и в фазе созревания плодов. Так, если наступление указанной фазы у кустарников в летний сезон может колебаться в среднем до 36 дней, то осенью разница уменьшается до 26 дней. У деревьев же феноамплитуда указанной фазы в осеннее время еще менее, чем у кустарников, — 22 дня.

Говоря о несомненной значимости воздействия климатического режима на сезонное развитие растений, необходимо при этом отметить, что это воздействие не будет в одинаковой степени непосредственным в разные сезоны года. Фенологическое состояние растений в летний сезон будет зависеть не только от характера погоды в течение лета, но и от некоторого влияния предшествующего весеннего сезона. Осенью же фазы развития растений будут по существу отражать не только непосредственное воздействие этого сезона, но и некоторый интегральный эффект режима погоды предшествующих сезонов года.

Калининградская область, будучи самой западной и притом приморской местностью, по характеру сезонного развития растений будет, естественно, иметь значительные отличия по сравнению с континентальными районами СССР. Приводимые ниже данные (табл. 4) достаточно хорошо показывают общие сезонные закономерности развития растений в большом географическом плане. В качестве самого западного пункта взят Леммингтон (Англия, φ 55°27′;

[1] В пределах Западной и Средней Европы похолодания связаны с наступлением летнего морского муссона. В народных массах Германии они даже получили образное выражение «Schäfkälte» — «овечьих холодов» (холода совпадают со временем стрижки овец).

λ 1°47′). Наиболее восточные пункты расположены в Восточной Сибири (Головинская) или Приморском крае (Николаевск-на-Амуре).

Для характеристики начала весеннего сезона в пределах Европы было взято время зацветания орешника. Мягкий морской климат Англии способствует самому раннему зацветанию этого кустарника (на широтах 54—55°). В Калининграде это фенопвление наблюдается уже на целый месяц позднее (в условиях Балтийска, вследствие особенностей его местоположения, орешник зацветает 16 III). С продвижением на восток воздействие континентальных условий (охлаждение материка в зимнее время, снежный покров) обусловливает все более и более позднее наступление фенопвления: на меридианах, близких к 55°, орешник зацветает на целый месяц позднее по сравнению с Калининградом, а по сравнению с Леммингтоном — на два месяца позднее.

В середине весны видна уже значительно иная картина. Между крайним западом Европы (Англия) и западными границами СССР разницы уже нет: зацветание черемухи в обоих районах происходит одновременно. Но по мере продвижения в глубь континента это фенопвление начинает запаздывать, хотя и не так значительно, как в начале весны. Даже на восточных границах Евразии это запаздывание по сравнению с западом СССР оказывается только несколько меньшим месяца. Тормозящее влияние охлажденного за зиму материка еще продолжает сказываться на времени развития природы на подавляющей его части.

С наступлением центральной фазы лета, определяемого по времени зацветания липы мелколистной, мы видим появление совсем новых пространственных закономерностей. Развитие растений в восточных районах наступает раньше, чем в западных. Это обстоятельство является хорошим показателем смены знака влияний морского и континентального климатического режима: континент достаточно прогрелся, он стал гораздо теплее моря (океана) и развитие растений в силу этого внутри материка ускоряется.

Данные по полной окраске листвы у берез представляют совсем иную картину по сравнению с началом весны: наиболее рано указанное фенопвление наступает на востоке Евразии, а по мере продвижения на запад оно все более и более запаздывает. Разница на широте в 60° (Магадан — Ленинград) равна 18, на широте 55° — 24 дням.

Указанное различие в сроках наступления осенних фитофенопвлений — результат изменения знака термического поля над континентом и морями (океаном). С наступлением осени материк в результате радиационного выхолаживания становится холоднее моря. Нагретые за лето водные массы сильно отепляют прибрежные районы материка. Воздушные массы, движущиеся преимущественно с запада на восток, распространяют указанное влияние моря на Западную Европу и значительную часть европейской территории СССР. Влияние Тихоокеанского бассейна в осенний сезон в глубь Азиатского материка распространяется на гораздо меньшую территорию, а зимой и совсем отсутствует в силу смены морского муссона континентальным.

Все отмеченные выше закономерности сезонного развития растений в средних широтах Евразии находят себе известное подтверждение даже в таком общем показателе термического режима, как средняя месячная температура воздуха. Распределение последней по территории Евразии вдоль 54—55° широты показывает в отдельные месяцы вегетационного периода следующую картину (рис. 4).

В апреле континент всюду еще холоднее западных приморских районов: кривая температуры непрерывно понижается с запада на восток. В мае картина уже несколько иная. Наблюдается нагревание континентальных районов восточной части европейской территории СССР. В азиатской же части кривая температуры еще идет аналогично апрельской, но, естественно, уже на более высоком уровне. В июле районы восточной части

европейской территории и Западная Сибирь оказываются наиболее прогретыми. На восточной окраине материка теплее, чем в западных приморских районах. В сентябре начинается охлаждение центральных районов континента. Приморские районы как на западе, так и на востоке выделяются по своей повышенной температуре. Вследствие этого кривая температур дает характерный прогиб в своей центральной части. Однако охлаждение материка, особенно в начале осени, в силу отмеченных уже выше особенностей климатического режима в это время года, идет довольно замедленно, далеко не так, как шло нагревание в мае. Отсюда и сентябрьская кривая температуры имеет значительно иную конфигурацию по сравнению с маем. В октябре охлаждение континентальных районов идет уже быстрее, кривая температуры близка к таковой в апреле. Исключение представляют приморские районы на востоке и особенно на западе, где в это время года значительно теплее, чем в апреле.

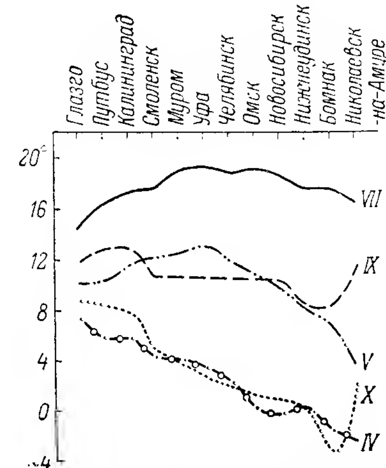


Рис. 4. Распределение средних месячных температур воздуха на континенте на широте 54—55° с апреля по октябрь (IV—X).

В свете всего вышеизложенного выявляются основные особенности сезонного развития растений в пределах Калининградской области — территории, непосредственно граничащей с Балтийским морем и находящейся в сфере активного действия Атлантического океана. С одной стороны, здесь ощутимо влияние морского климата, с другой, сказываются воздействия континента.

Этот стык двух противоположных влияний обусловливает общую направленность сезонного развития растений в различные периоды времени года, смены этой направленности и, наконец, темпы развития фенологических явлений.

В течение весеннего сезона происходит ослабевание морских влияний и постепенное нарастание воздействий прогревающегося континента. Со временем наступления лета происходит выравнивание этих влияний с последующим ростом воздействий континентальной составляющей климатического режима. С началом осени воздействия континентальных условий сохраняются, но уже в силу иного термического состояния подстилающей поверхности и приземных масс воздуха: их радиационного выхолаживания, а также и воздействий макросиноптического порядка. По мере приближения к морю возрастают воздействия последнего.

Отмеченным закономерностям в изменении направленности морских и континентальных влияний следует и сезонное развитие растений. Весной в приморской зоне оно начинается наиболее рано и запаздывает по направлению в глубь области. К началу лета разница в сроках развития растений начинает сглаживаться. К середине лета в удаленных от моря районах развитие растений происходит уже в наиболее ранние сроки. Этот характер ускорения сохраняется здесь и осенью. Приморская зона, наоборот, отличается наиболее замедленными темпами наступления феноявлений.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический справочник по Калининградской области. (1961). — Васьковский А. П. (1954). Ход сезонных явлений в окрестностях Магадана. — Галахов Н. Н. (1938). О средних величинах метеорологических данных, вычисленных по пентадам. Метеоролог. и гидролог., 1. — Галахов Н. Н. (1959). Изучение структуры климатических сезонов года. — Мировой агроклиматический справочник. (1937). — Мультановский Б. П. (1933). Основные положения синоптического метода долгосрочных прогнозов погоды, ч. 1. — Строгий А. А. (1930). Биоклиматические черты Дальнего Востока по фенологическим данным зеленения и цветения черемухи. Зап. Владивостокск. отд. Русск. географ. общ., V (XXII), 1. — Шульц Г. Э. и В. Б. Шамраевский. (1941). Фенологические наблюдения. — Arbeiten der Landwirtschaftkammer für Hessen. Phänologische Mitteilungen. (1916—1938). — Hellman G. (1883). Über den jährlichen Gang der Temperatur in Norddeutschland. Zeitschr. d. K. Preussischen Statist Bureaus, Jg. — Lettau K. u. H. Lettau. (1940). Über bioklimatische Besonderheiten der Küste. Zeitschr. für angewandte Meteorologie. (Das Wetter). 7. — Mitteilungen aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft. (1922—1927). H. 25, 1922. Jahresheft 1922 des Phänlogischen Reichsdienstes. H. 27, 1926. Jahresheft 1923 des Phänologischen Reichsdienstes. H. 28, 1927. Jahresheft 1924 des Phänolog. Reichsdien. — Reichsamt für Wetterdienst. Wissenschaftliche Abteilung. (1938). Bd. IV, 4. — Schmauss A. (1938). Synoptische Singularitäten. Meteorol. Zeitschr., 55, 11. — Schmauss A. (1941). Kalendermässige Bindungen des Wetters. Zeitschr. f. angewandte Meteorol., 12.

Москва.

REGULAR PHYTOPHENOLOGICAL PHENOMENA IN THE KALININGRAD REGION AND SOME OTHER REGIONS OF THE U. S. S. R.

By N. N. Galakhov

SUMMARY

The climatic regime of the Kaliningrad Region is characterized and the regular features of the seasonal development of plants as related to the climate of this locality are traced. The author dwells on the range of variation of the dates of phenological phenomena in connection with the changes and the direction of the marine and continental climatic influences. The phenological phenomena are traced along 54—55° North latitude through the continent of Eurasia.

М. Я. Школьник и Е. А. Соловьева-Троицкая

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ БОРА. 3. К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ ОСОБОЙ РОЛИ БОРА В ФОРМИРОВАНИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ И ПЛОДООБРАЗОВАНИИ

С 7 рисунками

(Получено 30 I 1962)

На протяжении 30 лет внимание исследователей приковано к вопросу о значении бора в размножении растений. В настоящее время накопилось огромное количество данных о значении бора для формирования репродуктивных органов в процессах оплодотворения и плодообразования.

Вначале интерес ученых был привлечен к вопросу о влиянии бора на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Еще в 1932 г. Шмукер (Schmucker, 1932, 1934) показал, что бор в количестве 0.0005 мг/л вызывает прорастание пыльцевых зерен нимфеи (*Nimphaea* sp.), являясь как бы специфическим возбудителем прорастания пыльцевых зерен. Этот автор исследовал 40 различных видов декоративных растений и установил чувствительность их пыльцы к борной кислоте. Внесение борной кислоты улучшало прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок у 10 видов из 40.

В опытах с *Nimphaea* sp. отсутствие борной кислоты вело к лопанию пыльцевых зерен или к их отмиранию. Шмукер предположил, что борная кислота благодаря своей способности образовывать кислые соединения с органическими веществами, богатыми гидроксильными группами, такими, как сахара и другие, принимает участие в создании стенок пыльцевого зерна.

Эти работы вызвали большой интерес и стимулировали появление огромного количества исследований по влиянию бора на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Ю. П. Васильев (1937), обнаружив усиление прорастания пыльцы и рост пыльцевых трубок яблони и груши под влиянием борной кислоты, пришел к выводу о необходимости видоизменения методики определения жизнеспособности пыльцы. Вместо традиционной среды для проращивания пыльцы, чистого раствора сахарозы, автор предложил употреблять раствор сахарозы с добавлением незначительной концентрации борной кислоты.

Большое исследование о влиянии бора на прорастание пыльцы провели Е. В. Бобко и В. В. Церлинг (1938). В их работе приводятся данные по влиянию бора на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок большого количества растительных видов. Пыльца всех 27 испытанных этими авторами растений (за исключением *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Nicotiana officinalis* Moore, *Cuphea cyanea* DC.) прорастает значительно лучше в присутствии бора, чем без него. Под влиянием бора увеличивается процент проросших пыльцевых зерен. У некоторых растений (мак красный, эшольция, огурцы, *Solanum citrillifolium* Willd.) прорастание вообще не происходит без бора. Длина пыльцевой трубки у проросших пыльцевых зерен значительно больше в присутствии бора, чем без него. Исключение представляют *Lupinus luteus* L., *L. polyphyllus* Lindl. и *Cuphea cyanea* DC.

Начиная с 1939 г., после появления работы Бобко и Церлинг, началось особое оживление исследований по этому вопросу. В появившихся работах (Oinoue, 1938; Blaha a. Schmidt, 1939; Cooper, 1939; Васильев, 1941; Церлинг, 1941; Addicot, 1943; Curtis a. Duncan, 1947; Huang, 1948; Antles, 1949; 1951; Batjer a. Thompson, 1949; Thompson a. Batjer, 1950; Thomas, 1952; Visser, 1955, и др.) была показана необходимость бора для прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок или для ускорения этого процесса у большого количества травянистых и древесных растений: у томатов, репчатого лука, орхидных, садовой настурции, лилий, яблонь, груш, абрикосов, персиков, винограда, сосны, лещины, дынного дерева и других растений. Интересно отметить, что у морского растения *Zostera*, отличающегося наибольшим содержанием бора, пыльцевые зерна имеют вытянутую форму, достигая в длину 20 μ. Представляет интерес, в связи с обсуждением вопроса о влиянии бора на процесс оплодотворения, работа С. Н. Лутохина (1947). Им было сообщено, что нанесение бора на пестик цветков арбуза вызывает увеличение завязывания искусственно опыленных цветков. Точно так же следует упомянуть о работе В. В. Церлинг (1941), которая установила, что для получения нормальной фертильной пыльцы у махорки необходимо обеспечить растение бором не только в момент дифференциации пыльцевых зерен в пыльниках, но и позже, когда в пыльцевом зерне уже развилась генеративная клетка. Вопрос о влиянии бора на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок стал рассматриваться многими исследователями как ключевой вопрос в изучении физиологической роли бора. Иллюстрацией к сказанному является относящееся к 1937 г. следующее высказывание Лэнис, одного из видных исследователей биологической роли бора (Löhnis, 1940): «Вполне возможно, что именно изучение пыльцы будет тем, что выявит основную роль, которую играет бор в биохимических процессах».



Рис. 1. Стерильный колос овса в отсутствие бора.

Одновременно шло накопление фактов об исключительно большом значении бора в процессах плодообразования. В исследованиях одного из нас (Школьник, 1935; Ковалева и Школьник, 1952; Школьник и Боженко, 1960) и С. Н. Дроздова (1956) была получена при исключении бора в водных культурах полная стерильность колоса у ячменя, пшеницы и овса (рис. 1) и снижение урожая семян суданской травы в 10 раз при отсутствии каких-либо значительных различий в урожае вегетативных органов. Большое значение бора в репродуктивном развитии растений, таким образом, подчеркивается тем фактом, что менее нуждающиеся в нем злаки, способные, в отличие от двудольных, в отсутствие бора давать хороший рост вегетативных органов при их переходе к репродукции начинают сразу же проявлять признаки страдания, начиная с ненормального развития репродуктивных органов и кончая ненормальностями в процессах оплодотворения и плодообразования.

О преимущественном влиянии бора на репродукцию указывают также факты, полученные в работах американских исследователей с люцерной в полевых условиях. Так, Пиландом (Piland a. Ireland, 1941) было полу-

чено под влиянием бора повышение урожая семян люцерны на бедной в отношении бора почве в 6 раз при повышении урожая сена только на 3%. На другой бедной в отношении бора почве урожай семян люцерны при внесении бора повысился в 35 раз, урожай же сена только в 2 раза (Midley, 1941).

Нашими советскими исследователями (Гамкрелидзе, 1934; Каталымов, 1935; Талыблы, 1935; Кедров-Зихман, 1939; Соколов, 1941) было показано поразительное действие борных удобрений на нерезвесткованных почвах. На таких почвах многие растения цветут, но не плодоносят. Внесение бора ведет к полному восстановлению плодоношения.

Факты о положительном влиянии бора на плодообразование сыграли большую практическую роль. Сейчас нельзя себе представить хорошо налаженное семеноводство бобовых трав и овощных растений без применения бора.

Все эти факты о большом значении бора в репродуктивном развитии растений нашли большое приложение в селекционных работах. Известный селекционер В. С. Писарев (1954) в совместной работе с М. Д. Жилкиной по отдаленной гибридизации, в частности по амфидиплоидам (яровая пшеница×яровая рожь), столкнулся с низкой фертильностью последних. Опрыскивание растений 0.05%-м раствором борной кислоты раз в неделю с момента выхода в трубку значительно повысило не только число колосков в колосе, но и озерненность колосьев. Так, например, у тройного гибрида среднее число зерен в колосе увеличилось под влиянием бора с 1.4 до 41.3, у гибрида 1hАД — с 2.5 до 17.1.

Преимущественное накопление бора в репродуктивных органах, обнаруженное в ряде исследований, тоже указывало на специфическое значение бора в репродукции растений. Еще в 1912 г. Верда (Verda, 1912) обнаружил значительное содержание бора в рыльцах шафрана. Е. В. Бобко и Т. В. Матвеева (1936), исследуя содержание бора в листьях и цветках, нашли, что в цветках происходит значительное накопление бора. Максимальное накопление бора ими также было обнаружено в рыльцах. Бертран и Зильберштейн (Bertrand et Silberstein, 1942; Gartel, 1952) обнаружили высокое содержание бора в рыльце, столбике, завязи и тычинках. Согласно данным Бертрана и Зильберштейна, внутри семени самая высокая концентрация бора находится в зародыше.

Большое положительное влияние бора на плодообразование исследователи были вначале склонны объяснить только значением бора в процессе оплодотворения в связи с его влиянием на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Вскоре, однако, выявилось, что дело здесь не только во влиянии бора на жизнеспособность пыльцы и процесс оплодотворения, а в огромном значении бора в формировании самих репродуктивных органов. Выяснилось, что бор захватывает всю генеративную сферу. Одним из нас (Школьник, 1935) было показано, что бор ускоряет развитие и увеличивает количество цветков. В совместной работе с М. М. Стекловой (Школьник и Стеклова, 1954), М. Я. Школьником было обнаружено, что бор способен ускорить прохождение стадии яровизации у озимых растений. Значение бора в репродуктивном развитии растений было показано также М. Х. Чайлахяном (1951). Им было выявлено, что основная причина неспособности розеточных растений рудбекии, лишенных корней, к образованию нормальных стрелок, бутонизации и цветению в условиях благоприятного длинного дня заключается в недостатке бора.

Согласно данным Школьника, В. К. Абашкина и М. П. Гринингера (1940), в опыте с лимоном добавление бора значительно увеличивало количество цветков, что указывает на важное значение бора в формировании репродуктивных органов. На это же указывает и получение при исключении бора у ячменя в исследованиях Школьника, Н. А. Макаровой, М. М. Стекловой и Л. Н. Евстафьевой (1956) деформированного стерильного колоса (рис. 2) с уменьшенным в 2—3 раза количеством колосков и недоразвитыми и деформированными остями. При исключении бора нарушается формирование элементов цветка. Как показали А. Г. Шестаков, Г. Л. Нелюбова и З. Д. Прянишникова (1956), при недостатке бора происходит отмирание бутонов. Церлинг (1941) также показала, что исключение бора в фазе образования репродуктивных органов вызывает не только полное прекращение развития этих органов, но и сопровождается их высыханием и опадением.


Рис. 2. Деформированный стерильный колос ячменя в отсутствие бора (слева).

По данным Шестакова, Нелюбовой и Прянишниковой (1956), даже кратковременное пятидневное голодание подсолнечника в отношении бора в самом молодом возрасте (в фазе 2 пар листочков) может привести к нарушению развития репродуктивных органов. При кратковременном недостатке бора развитие завязей и семяпочек сильно отстает по сравнению с получившими бор растениями. Иногда внутри такой недоразвившейся семяпочки не наблюдается развития зародышевого мешка, или же последний и находящиеся в нем клетки оказываются значительно меньшими и форма этих клеток уклоняется от нормы. Недостаток бора в период цветения нарушает нормальное развитие завязей в большей степени, чем пыльцы. Урожай семян и их качество в большей мере снижаются за счет недоразвитых завязей (65—79%) и в меньшей степени за счет неполноценной пыльцы (13—14%).

Необходимость бора для развития зародышевого мешка была обнаружена также И. А. Поволочко (1940) в опытах с гранатом. А. В. Старцева и И. М. Васильева (1956) на клевере показали, что бор сокращает количество семяпочек с ненормально развитым яйцевым аппаратом. В некоторых работах при недостатке бора наблюдались потеря способности образовывать пыльники (Schropp u. Arenz, 1938) и различные уродства генеративных органов: колосьев ячменя и риса (Schropp, 1941; Школьник, Макарова и др., 1956), султанов кукурузы (Schropp u. Arenz, 1938; Schropp, 1940), коробочек мака (Brandenburg, 1942), соцветий турнепса (Schropp, 1940), пыльников (Schropp u. Arenz, 1938; Löhnis, 1940; Schropp, 1940).

Лёнис (Löhnis, 1940) отметила, что недостаток бора проявляется прежде всего в спороносной ткани, причем поражается главным образом ядро и вызывается торможение клеточного деления.

Положительную роль бора в эмбриологических процессах у покрытосеменных растений до недавнего времени изучали только на гомостильных растениях. Недавно появились две интересные работы Я. С. Модилевского (1953, 1954). Им впервые был применен бор для изучения биологии цветения гетеростильных растений, которые имеют своеобразные приспособления для перекрестного опыления. Опыты были проведены на гречихе, у которой возможны три типа опыления: перекрестное леги-

тимное опыление, перекрестное иллегитимное опыление и самоопыление. Как известно, плодообразование у гречихи при иллегитимном опылении и самоопылении бывает резко снижено по сравнению с плодообразованием при легитимном опылении. Опрыскивание гречихи бором, особенно в разгар цветения, в начале плодообразования и в период наиболее интенсивного плодообразования, повысило частоту оплодотворения при иллегитимном опылении и резко снизило процент преждевременного усыхания молодых иллегитимных плодов.

Положительная роль бора в процессах опыления, оплодотворения и плодообразования у гречихи, как и у ряда гомостильных растений, по мнению Модилевского, указывает на то, что с биохимической стороны природа опыления у тех и у других растений в принципе качественно сходна.

При опрыскивании длинностолбчатых растений бором количество короткостолбчатых экземпляров при иллегитимном опылении возрастало в потомстве в девять раз по сравнению с количеством, которое образовывалось при применении одного лишь иллегитимного опыления без опрыскивания бором. У короткостолбчатых растений в аналогичном опыте число короткостолбчатых особей в потомстве также возрастало в 2.2 раза.

Модилевский приходит к предположению, что бор способен частично снимать «барьер»,[1] препятствующий дальнейшему росту пыльцевых трубок при иллегитимном опылении, и что обмен веществ между пыльцевой трубкой и элементами пестика у длинностолбчатых и короткостолбчатых цветков гречихи неодинаковый — в общем комплексе веществ у первых органоборных соединений меньше, чем у вторых. Опрыскивание борной кислотой, по мнению Модилевского, изменяет характер обмена веществ в пестике, приближая его до некоторой степени к состоянию при легитимном опылении, и таким образом увеличивает количество короткостолбчатых особей в потомстве во много раз.

Эти работы, как указывает Модилевский, имеют принципиальное значение, так как показывают, что примененный комбинированный метод — опрыскивание борной кислотой и иллегитимное опыление — может оказаться полезным для более глубокого изучения сложной природы опыления у гетеростильных растений, а возможно, и облигатных перекрестноопылителей.

Вопрос о значении бора в половом процессе является большим вопросом, заслуживающим особого внимания эмбриологов. Дальнейшие исследования по значению бора в этом сложнейшем процессе откроют много интересного и нового.

В связи со сказанным необходимо отметить работы Кюна и сотрудников (Kühn, 1943; Kühn, Löw u. Moewus, 1942; Kühn u. Löw, 1947) о влиянии борной кислоты на регулирование пола у водоросли *Chlamydomonas*. В этих работах показано, что под действием борной кислоты недифференцированные гаметы *Chlamydomonas* приобретали качества мужских гамет. Механизм этого действия авторы объясняют следующим образом: недифференцированные гаметы содержат женское начало — Cynotermon — изохамнетин и мужское начало — Andotermon, — являющееся оксиальдегидом. Смещение концентраций этих соединений в гамете достигается путем помещения ее в раствор одного из этих веществ, что дает возможность регулировать пол. Вместе с тем внесением борной кислоты, которая образует комплексное соединение с изохамнетином, также можно получить избыток мужского начала и регулировать таким образом с ее помощью пол.

[1] Под «барьером» Модилевский понимает тонкое дифференциальное изменение состояния обмена веществ на разных высотах столбика.

Огромное значение бора в процессе репродукции растений очевидно. Бор необходим не только для формирования элементов цветка и в момент оплодотворения, он необходим также и в период последующего развития семени. При недостатке бора происходит опадение завязей и нарушается процесс созревания зерна (Школьник, Абашкин, Гриншгер, 1940; Макарова, 1950; Абуталыбов и др., 1953). Опадение завязей у хлопчатника и люцерны значительно снижается под влиянием бора, что имеет большое практическое значение. Как показали С. С. Абаева и М. Икрамов (1955), снабжение хлопчатника бором в начале репродуктивного развития дает не только общее повышение урожая, но и способствует образованию более крупных и жизнеспособных семян.

Значительное повышение урожайности семян клевера (Яковлева, 1952; Бурдина, 1955), хлопка-сырца (Абаева, 1950; Абдуллаева, 1954; Таги-Заде, 1956), подсолнечника (Смирнова, 1952), винограда (Асриев, 1954) и других культур под влиянием внекорневого питания бором в период бутонизации—цветения, объясняется большой ролью последнего в процессах формирования репродуктивных органов, оплодотворения и плодообразования.

В чем же причина столь большой роли бора в процессах формирования репродуктивных органов оплодотворения и плодообразования?

В работе Школьника, Абашкина и Гриншгер (1940) под влиянием бора, увеличившего количество образовавшихся цветков и уменьшившего опадение завязей, наблюдалось повышение содержания растворимых углеводов в листьях и плодах лимона, что привело к заключению о наличии связи между положительным влиянием бора на плодоношение и его положительным влиянием на передвижение углеводов к репродуктивным органам. Школьник, Макарова, Стеклова и Евстафьева (1956), даже в условиях почвенных культур, когда отсутствовали какие-либо внешние признаки борной недостаточности, обнаружили значительное увеличение (в 2.5—6 раз) содержания сахарозы в цветках. Ими же было высказано предположение о том, что причину особой роли бора в этих процессах необходимо искать в его способности улучшать передвижение сахарозы.

Однако позже в работе А. Х. Таги-Заде (1957) было показано, что уменьшения опадения завязей у хлопчатника можно достигнуть не только под действием бора, но и под влиянием марганца, цинка и меди, что указывало на отсутствие специфичности бора в этом отношении.

Когда в совместной работе с В. Н. Боженко М. Я. Школьнику удалось выявить (Школьник и Боженко, 1960), что в отсутствие бора марганец не может устранить стерильности пыльцы в метелках овса, хотя он способен, так же как и бор, улучшать передвижение сахарозы (Школьник и Абдурашитов, 1958), стало понятно, что причину столь большого значения бора в процессах формирования репродуктивных органов, оплодотворения и плодообразования нельзя искать в его влиянии на передвижение сахарозы.

Чем же тогда вызвана столь большая роль бора в этих процессах. Известно, что без бора нет развития и формирования новых органов во всех точках роста, независимо от того, будет ли это точка роста стебля, корня или цветочная почка. Его отсутствие приводит к отмиранию точек роста. Это связано с тем, что без бора не могут нормально функционировать меристематические клетки и нарушено деление клеток и дифференциация тканей (Warington, 1926; Wadleigh a. Shive, 1939; Walker, 1944; McIlrath a. Palser, 1956; Whittington, 1957). Вместе с тем хорошо известна огромная роль нуклеиновых кислот в жизнедеятельности меристем. Из литературных данных (Сисакян и Одинцова, 1954; Конарев, 1959; Браше, 1960; Слепченко, 1960) известно, что в местах новообразований и интенсивного роста сосредотачиваются нуклеиновые кислоты, играющие важную роль в процессе деления клеток и дифференциации

тканей. Между активностью роста и содержанием в клетках меристем нуклеиновых кислот, в особенности рибонуклеиновой кислоты (РНК), как показано в этих работах, существует несомненная связь.

Полученные нами и наши совместно с А. И. Маевской (Школьник и Соловьева, 1961; Школьник, Маевская и Соловьева, 1961), а также одним из нас и другими авторами (Школьник и Маевская, 1962; Шерстнев и Куриленок, 1962; Школьник и Косицын, 1962) данные, свидетельствуют о большом значении бора в биосинтезе нуклеиновых кислот. Они привели нас к предположению, что причину особого значения бора в указанных процессах необходимо искать в его участии в биосинтезе нуклеиновых кислот, а не в его значении для передвижения сахарозы к репродуктивным органам, так как нуклеиновые кислоты играют важную роль в жизнедеятельности меристем всех точек роста, в том числе и точек роста репродуктивных органов, являющихся завершением развития верхушечной точки роста стебля. Значение нуклеиновых кислот для процесса оплодотворения тоже хорошо известно (Браше, 1961).



Рис. 3. Влияние РНК в отсутствие бора на рост ячменя.
1 — без бора; *2* — +бор; *3* — без бора+РНК.

В связи с тем, что в нашей прежней работе (Школьник и Соловьева, 1961) внесение РНК в питательный раствор вело к устранению симптомов борной недостаточности, мы считали интересным проверить, нельзя ли с помощью внесенной в питательный раствор РНК устранить в отсутствие бора стерильность колоса у злаков. Устранение стерильности колоса с помощью РНК подтвердило бы наше предположение, что бор имеет такое большое значение в процессах формирования репродуктивных органов и в плодообразовании потому, что он участвует в биосинтезе нуклеиновых кислот в растении.

ТАБЛИЦА 1

Влияние РНК на ускорение развития растений (% выколосившихся растений)

Варианты опыта	Овес					Пшеница					
	10 VII	12 VII	13 VII	14 VII	15 VII	24 VII	25 VII	26 VII	27 VII	28 VII	29 VII
−B	-	-	13	80	100	—	—	56	70	70	100
+B	7	13	80	100	100	71	94	100	100	100	100
−B+РНК	13	60	100	100	100	50	66	88	100	100	100

Опыты велись в водных культурах с овсом 'Золотой дождь', пшеницей 'Диамант Мильтурум' и ячменем 'Винер'. Посев ячменя был произведен 19 мая, овса 31 мая и пшеницы 14 июня. Свободная РНК (фирмы La Chema, Чехословакия) растворялась в 1 л NaOH, и нейтрализованный раствор вносился в питательную смесь в количестве 0.1 г/л через каждые 3—4 дня.



Рис. 4. Влияние РНК в отсутствие бора на выколашивание ячменя.
1 — без бора (выколашивания нет); *2* — + бор (хорошее выколашивание); *3* — без бора+РНК (выколашивание есть).

Наилучшие результаты были получены в опыте с овсом, который в отличие от пшеницы и ячменя не подвергался заболеванию мучнистой росой, сильно отразившемся на жизнедеятельности этих растений. Уже с момента выколашивания растения овса в варианте без бора, с внесением РНК в питательный раствор, вели себя так же, как и растения, получавшие бор. Выколашивание растений на этих двух вариантах началось одновременно. Не получавшие бор растения начали выколашиваться на 3 дня позже. То же наблюдалось у пшеницы, у которой в отсутствие бора выколашивание началось на 2 дня позже. Это хорошо иллюстрируется данными табл. 1.

ТАБЛИЦА 2

Влияние РНК, внесенной в питательную смесь, на устранение стерильности у овса (среднее из трех повторностей)

Варианты опыта	Воздушносухой вес 5 растений (в г)				Количество семян 5 растений
	листьев	стеблей	метелок	семян	
−B	36,3	4,6	7,8	—	—
+B	28,5	4,9	11,9	4,8	191
−B+РНК .	27,6	4,7	10,7	3,4	116

У ячменя в отсутствие бора наблюдалось резкое отставание в росте растений и не произошло выколашивания. В варианте же без бора+РНК отставание в росте было сравнительно незначительным (рис. 3). Растения этого варианта, хотя и позже, чем растения борного варианта, все же выколосились (рис. 4).

У овса (табл. 2) исключение бора ведет к значительному повышению веса листьев и стеблей, уменьшению веса метелок и к полной их



Рис. 7. Цветки в колосках пшеницы, выращенной в питательном растворе с бором. Видны тычинки с пыльниками.



Рис. 6. Цветки в колосках пшеницы, выращенной в отсутствие бора при внесении РНК в питательный раствор. Видны тычинки с пыльниками.



Рис. 5. Цветки в колосках пшеницы, выращенной в отсутствие бора. Тычинки с пыльниками отсутствуют.

стерильности. При исключении же бора и внесении РНК в питательный раствор получается сходное с бором действие на урожай как вегетативных, так и репродуктивных органов и значительно устраняется стерильность. Без бора совсем не образовалось семян, а с бором их было 191, без бора+РНК — 116.

Некоторое устранение стерильности под влиянием РНК в отсутствие бора наблюдалось и в опытах с ячменем, но там это было менее ярко выражено, возможно, вследствие того, что в момент формирования репродуктивных органов и оплодотворения растения были поражены мучнистой росой.

Еще более поразительные результаты были получены в отношении значительного устранения стерильности метелки овса в отсутствие бора под влиянием внесенной в питательный раствор РНК, что видно из данных табл. 2. Мы получили и другие доказательства в пользу того, что причиной столь большой роли бора в формировании репродуктивных органов является его значение в биосинтезе нуклеиновых кислот. В опытах с пшеницей, как и в опытах других исследователей (Schropp a. Arenz, 1938), имевших дело с другими объектами, в отсутствие бора наблюдалась потеря способности образовывать тычинки с пыльниками (рис. 5). При внесении РНК в питательный раствор, не содержавший бора, так же, как и при внесении бора, были получены хорошо развитые тычинки (рис. 6, 7).

На основании приведенных данных мы приходим к заключению, что причина особой роли бора в процессах формирования репродуктивных органов, оплодотворения и плодообразования кроется в его участии в биосинтезе нуклеиновых кислот у растений.

Выводы

1. Изучалась причина особой роли бора в процессах формирования репродуктивных органов, оплодотворения и плодообразования.

2. В связи с выявленными в прежних работах фактами о значении бора в биосинтезе нуклеиновых кислот, играющих большую роль в функционировании меристем, ростовых процессах и оплодотворении было высказано предположение, что роль бора в формировании репродуктивных органов, оплодотворении и плодообразовании связана с его значением в биосинтезе нуклеиновых кислот.

3. В проведенных опытах удалось с помощью внесенной в питательный раствор свободной РНК значительно устранить стерильность метелки у овса и обеспечить возможность формирования пыльников в цветках пшеницы, отсутствовавших при исключении бора из питательного раствора, что подтвердило высказанное предположение.

ЛИТЕРАТУРА

Абаева С. С. (1950). К вопросу о способах и сроках введения бора и марганца в хлопчатник. Тр. Узб. гос. унив., нов. сер., 43 : 3—13. — Абаева С. С. и М. Икрамов. (1955). Влияние внекорневых подкормок бором на плодообразование и качество семян хлопчатника. Тр. Узб. гос. унив., нов. сер., 56 : 3—9. — Абдуллаева К. (1954). Влияние бора и кальция на развитие и урожайность хлопчатника. Соц. сельск. хоз. Азербайджана, 10 : 40—49. — Абуталыбов М. Г., А. Х. Таги-Заде, И. М. Бунятова и Н. И. Газиева. (1953). Влияние бора и марганца на развитие и урожай хлопчатника и семян люцерны. Тр. Азерб. гос. унив., сер. биолог., V : 5—33. — Асриев С. И. (1954). Внекорневая подкормка винограда. Винод. и виноградар. СССР. 3 : 45—48. — Бобко Е. В., Т. В. Матвеева. (1936). Методика определения бора в почвах и растениях. Журн. прикл. хим., 9, 3 : 532. — Бобко Е. В. и В. В. Церлинг. (1938). Влияние бора на репродуктивное развитие растений. Бот. журн. СССР, 1 : 3. — Браше Ж. (1960). Биохимическая цитология. — Браше Ж. (1961). Биохимическая эмбриология. — Бурдина В. М. (1955). Влияние внекорневой подкормки на семенную продуктивность клевера. Автореф. диссерт. Всес. н.-и. инст. кормов. М. — Васильев Ю. П. (1937). Значение

бора для процесса оплодотворения. За мичуринское плодоводство. 4. — Васильев И. В. (1941). Влияние бора на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок томата (*Licopersicum esculentum* Mill.). ДАН СССР. 30. 6 : 530. — Гамкрелидзе И. Д. (1934). Потребность в боре известкованных подзолов. Химиз. соц. земледел., 10. — Дроздов С. Н. (1956). Потребность в боре у пшеницы в онтогенезе. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 11 : 79—84. — Каталымов М. В. (1935). Бор как удобрение. Минер. удобр. и инсект., 1. — Кедров-Зихман О. К. (1939). Эффективность известкования при культуре клевера в зависимости от сохранения магния в известковых удобрениях и применение бора. Докл. ВАСХНИЛ, 8 : 12. — Ковалева И. В. М. Я. Школьник. (1952). О влиянии бора на йодвосстанавливающую активность тканей и о взаимодействии бора с другими элементами. ДАН СССР, 85. 2 : 425—428. — Конарев В. Г. (1959). Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. — Лутохин С. И. (1947). Влияние бора на плодообразование арбузов. ДАН СССР. 5 : 4. — Макарова Н. А. (1950). Влияние микроэлементов на рост. развитие и углеводный обмен лимона. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 7 : 137—166. — Модилевский Я. С. (1953). Значение бора в процессах опыления. оплодотворения и плодообразования гречихи (*Fagopyrum sagittatum* Gilib.) как гетеростильного растения. Бот. журн. УССР, 10, 3 : 7—15. — Модилевский Я. С. (1954). Наследование формы цветов у посевной гречихи (*Fagopyrum sagittatum* Gilib.). Бот. журн. УССР, 11, 1 : 83—95. — Писарев В. С. и М. Д. Жилкина. (1954). Применение бора при выращивании слабофертильных гибридов. Земледелие. 1 : 102—103. — Поволочко П. А. (1940). О влиянии бора на урожай граната. Сов. субтропики, 4 : 57—59. — Сисакян Н. М. и М. С. Одинцова. (1954). Об изменениях нуклеиновой кислоты пластид в процессе развития организма. ДАН СССР, 97 : 1. — Слепченко Н. В. (1960). Связь нуклеиновых кислот и ферментов с развитием механических тканей и сосудов у высших растений. Автореф. диссерт. М. — Смирнова А. Д. (1952). Влияние бора и марганца на урожайность подсолнечника. В сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных» : 236—243. — Соколов А. В. (1941). Действие бора на известкованных подзолистых почвах в связи с явлением почвоутомления. Химиз. соц. земледел., 6 : 30. — Старцева А. В. и И. М. Васильева. (1956). Влияние бора на обмен веществ и развитие красного клевера. В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Тр. Всесоюзн. совещ. по микроэл. Рига. — Таги-Заде А. Х. (1956). Влияние микроэлементов на урожай и физиологические процессы хлопчатника. В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Тр. Всесоюзн. совещ. по микроэл. Рига : 363—368. — Таги-Заде А. Х. (1957). Значение микроэлементов в питании хлопчатника. Автореф. диссерт., Л. — Талыблы Г. А. (1935). Значение микроэлементов и соотношение Ca и Mg для роста растений на переизвесткованных почвах. Химиз. соц. земледел., 7 : 41. — Церлинг В. В. (1941). О физиологической роли бора. В сб.: Применение микроэлементов, 58. — Чайлахян М. Х. (1951). О влиянии бора на развитие растений, лишенных корней. ДАН СССР, 87, 6 : 1115—1118. — Шерстнев Е. А. и Г. В. Куриленок. (1962). Влияние бора на включение аденина C^{14} в РНК листьев и корней подсолнечника. ДАН СССР, 142, 5 — Шестаков А. Г., Г. Л. Нелюбова и З. Д. Пряничникова. (1956). Влияние бора на развитие репродуктивных органов у растений. В сб. Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Тр. Всесоюзн. совещ. по микроэл. Рига : 155—166. — Школьник М. Я. (1935). О необходимости бора растениям. ДАН СССР, 2, 2 : 167—173. — Школьник М. Я., В. К. Абашкин и М. П. Гринингер. (1940). Влияние бора и фосфора на рост, цветение и плодоношение лимона. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, Эксперим. бот., 4 : 111. — Школьник М. Я. и В. П. Боженко. (1960). К вопросу о необходимости бора злакам, его значении в азотистом обмене и его особой роли в процессе оплодотворения. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, эксперим. бот., 14. — Школьник М. Я. и А. В. Косицын. (1962). Влияние бора на скорость включения P^{32} в нуклеиновые кислоты подсолнечника. ДАН СССР, 143, 3. — Школьник М. Я. и А. Н. Маевская. (1962). Значение бора в нуклеиновом обмене. Физиолог. раст., 9, 3. — Школьник М. Я., А. Н. Маевская и Е. А. Соловьева. (1961). О значении бора в нуклеиновом обмене. Рефер. докл. на V международном биохимич. конгрессе, II : 468. — Школьник М. Я., Н. А. Макарова, М. М. Стеклова и Л. Н. Евстафьева. (1956). О причинах особого значения бора в формировании репродуктивных органов, оплодотворении и плодообразовании. Физиолог. раст., 3, 3 : 191—198. — Школьник М. Я. и Е. А. Соловьева. (1961). О физиологической роли бора. 1. Устранение борной недостаточности нуклеиновой кислотой. Бот. журн., 2 : 161—173. — Школьник М. Я. и М. М. Стеклова. (1954). К вопросу о сущности некоторого сходного действия бора, железа и перекиси водорода на обмен веществ в растении. ДАН СССР, 94, 1 : 157—160. — Яковлева В. В. (1952). О роли бора в углеводном обмене растений. В сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных». Тр. конференц. по микроэл. : 137—149. — Addicot F. T. (1943). Pollen germination and pollen tube growth, as influenced by pure growth substances. Plant Physiol., 18 : 270—279. — Antles L. C. (1949). Soil chemicals affect potency of pollens. Better Fruit. 43, 26 : 28—29. — Antles L. C. (1951). Review of commercial pollen storing, shipping and research 55th Ann. Rep. Vermont St. Hort. Sci. : 18—29. — Batjer L. P. a.

A. H. Thompson. (1949). Effect of boric acid sprays applied during bloom upon the set of pear fruits. Pros. Am. Soc. Hort. Sci.. 53 : 141—142. — Bertrand G. et L. Silberstein. (1942). Repartion du bore dans les diverses parties de la grain. Comptes rendus Acad. Sci., 214 : 41—45. — Blaha J. a. J. Schmidt. (1939). Zbor. Česk. Akad. Zemled., 14 : 186—192. — Cooper W. C. (1939). Vitamins and the germination of pollen grains and fungus spores. Bot. Gaz., 100 : 844—852. — Curtis J. T. a. R. E. Duncan. (1947). Studies in the germination of orchid pollen. Am. Orchid Soc. Bull.. 16 : 594—597, 616—619. — Gartel W. (1952). Pollenkeimversuche. Jahresb. biol. Bundesanst. f. Land- u. Forstwiss. Braunschw. — Huang T. C. (1948). Chemical stimulation in pollen germination and pollen tube growth. Acad. Sinica Bot. Bul., 2 : 282. — Kuhn R. (1943). Über die biologische Bedeutung der Borsäure Wien. Chem. Ztg., 46. — Kuhn R. u. J. Löw. (1947). Kristallization des Cynodermons von Chlamydomonas. Die Naturwiss.. 34. — Kuhn R., J. Löw u. Moewus. (1942). Über die Wirkungsweise eines Geschlechtbestimmenden Stoffes (Börsäure). Die Naturwiss., 30. — Löhnis M. P. (1940). Histology of boron deficiency in plants. Mededeel. landbouwhoogeschool, Wageningen 44(3) : 3—36. — McIlrath W. J. a. B. F. Palser. (1956). Responses of tomato, turnip and cotton to variations in boron nutrition. Physiological responses. Botan. Gaz., 118 : 43—52. — Midley A. R. (1941). Effect of lime and organic matter on boron fixation and availability in soils. Vt. Agr. Expt. Sta. 54th Ann. Rept.. Bul. № 475. — Oinoue J. (1938). Effect of boron on the setting of berries of grape 'Muscat' of Alexandria. Journ. Hort. Assos. Japan, 9 : 141. — Piland J. R. a. C. F. Ireland. (1941). Application of borax produces seed set in alfalfa. Journ. Am. Soc. Agron., 33 : 938—939. — Schmucker I. (1932). Bor als physiologisch entscheidendes Element. Naturwiss., 20 : 839. — Schmucker I. (1934). Über den Einfluβ von Borsaüre auf Pflanzen, insbesondere keimende Pollenkörner. Planta, 23 : 264—283. — Schropp W. (1940). Bor und Gramineen. Forschungsdienst, 10 : 138—160. — Schropp W. (1941). Bodenkunde und Pflanzenernähr., 25 : 272—279. — Schropp W. u. B. Arenz. (1938). Über die Wirkung von Bor und Mangan auf das Wachstum der Mais Pflanze. Phytopath. Ztschr., 11 : 588—606. — Thomas W. H. (1952). Boron contents of floral parts and the effects of boron on pollen germination and tube growth of *Lilium* species, Master's thesis. Univ. of Maryland, College Park, Md. — Thompson A. H. a. L. P. Batjer. (1950). The effect of boron in the germinating medium on pollen germination and pollen tube growth for several deciduous tree fruits. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 56 : 227—229. — Verda A. (1912). Schwez. Wochenschr. Chem. u. Pharm.. 51 : 631—632. — Visser T. (1955). Germination and storage of pollen. Publ. 134 Laborat. voor Tuinbouwplantenteelt, Landbouwhoogeschool, Wageningen.— Wadleigh C. H. a. J. W. Shive. (1939). A microchemical study of the effects of boron deficiency in cotton seedlings. Soil Sci., 47 : 33—36. — Walker J. C. (1944). Histologic-pathologic effects of boron deficiency. Soil. Sci., 57, 1 : 51. — Warington K. (1926). The changes induced in the anatomical structure of *Vicia faba* the absence of boron from the nutrient solution. Ann. Bot., 40 : 27—42. — Whittington W. J. (1957). The role of boron in plant growth. I. The effect on general growth, seed production and cytological behavior. Journ. of Experimental. Botany. 8, 24 : 353—367.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ON THE PHYSIOLOGICAL ROLE OF BORON. 3. ON THE PROBLEM OF THE CAUSES OF THE SPECIFIC ROLE OF BORON IN THE FORMATION OF REPRODUCTIVE ORGANS, FERTILIZATION AND FRUIT FORMATION

By M. J. Shkolnik and E. A. Soloviyova-Troitzkaya

SUMMARY

This study was devoted to the problem of the causes of the specific role of boron in the processes of the formation of reproductive organs, fertilization and fruit formation. In connection with the facts established in our previous studies (the significance of boron in the biosynthesis of nucleic acids playing an important role in the functioning of meristematic tissues, processes of growth and fertilization) it was suggested that the role of boron in the formation of reproductive organs, fertilization and fruit formation is associated with its significance for the biosynthesis of nucleic acids.

This suggestion was verified experimentally:

The deleterious effects of the exclusion of boron from the nutrient solution, such as the sterility of the panicle in oats and the failure of anther formation in the flowers of wheat were successfully eliminated to a great extent by the addition of free RNA to the solution.

В. С. Вакула

ОТНОШЕНИЕ К СВЕТУ ДЕКОРАТИВНЫХ И ТИПИЧНЫХ ФОРМ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

(Получено 25 V 1962)

Декоративные формы древесных растений (краснолистные, золотистолистные, пестролистные) благодаря разнообразию в окраске листвы служат ценным материалом для создания эффектных садово-парковых композиций.

Практика зеленого строительства показывает, что эта группа растений еще не получила широкого применения. Одной из причин этого является недостаточная изученность эколого-биологических особенностей этих растений и, в частности, их отношения к свету — важному экологическому фактору, определяющему во многих случаях степень проявления декоративных качеств этих растений. В лесоводственной литературе имеется ряд шкал светолюбия древесных пород (Сурож, 1891; Турский, 1904; Wiesner, 1907; Соколов, 1936, и др.). Отмечая практическую ценность этих шкал, следует отметить, что в них в ряде случаев приводятся лишь родовые названия и ничего не говорится об отношении к свету форм и разновидностей древесных пород, различающихся по окраске листьев. Систематическая близость видов, разновидностей и форм еще не указывает, что эти категории растений одинаковы в своем отношении к свету. Принимая во внимание, что виды, разновидности и формы возникали и множились на основе дивергенции (Дарвин, 1939) и что появление новых морфологических признаков несомненно сопровождалось также и глубокими внутренними изменениями физиологического порядка, можно ожидать различное отношение к свету у некоторых декоративных и соответствующих им типичных видовых форм растений.

Выдающийся русский ботаник-эволюционист А. Н. Бекетов (1951) еще в 1865 г. в своей работе: «Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету?» утвердительно ответив на поставленный вопрос, со всей определенностью подчеркнул значение света в формировании внешней и внутренней структуры растений, а также указал на важность физиологических исследований в решении этого вопроса. Следует назвать также работу А. Ф. Баталина (1872), в которой хорошо показана формообразовательная роль света и его значение для ростовых процессов.

Как известно, хлорофилл является главным связующим звеном между растением и источником света. В своих исследованиях К. А. Тимирязев (1948) показал, что оптические свойства хлорофилла связаны со спектральным составом света и носят приспособительный характер. В. Н. Любименко (1905, 1906, 1908) первый установил, что светолюбивые растения отличаются от теневыносливых меньшим содержанием хлорофилла. Это различие в содержании хлорофилла он рассматривал как приспособление растений к условиям освещенности. Таким образом, содержание хлорофилла в листьях растений может служить хорошим показателем их отношения к свету. Но суждение о том или ином отношении растений к свету, составленное на основе анализа суммарного содержания хлорофилла (хлорофилл a + b), осложняется тем, что на его накопление, помимо света, влияет ряд других факторов среды (Гюббенет, 1951). Накопление хлорофилла также связано с формообразовательными процессами и развитием растений (Зайцева, 1940; Радченко, 1950; Бажанова, 1955). Учитывая эти обстоятельства, мы использовали иной показатель отношения к свету — величину соотношения хлорофилла «a» : «b».

По мнению Р. Вильштеттера и А. Штоля (Willstätter u. Stoll, 1913), которого также придерживались А. Зейбольд, К. Эгле, Е. Шталь и др. (цит. по Рабиновичу, 1951), целесообразность существования в пластидах двух компонентов хлорофилла объясняется особенностями их оптических свойств, дающими возможность растениям полнее использовать световую энергию. Е. Рабинович (1951) отводит первостепенную

роль фотохимическим свойствам хлорофилла, определившим его в качестве главного фотосинтетического пигмента растений. Однако следует подчеркнуть, что и в том и другом случае свет оказывает значительное влияние на состояние пигментной системы и, в частности, на содержание компонентов хлорофилла. В работах Г. Н. Годнева и Л. В. Кахнович (1961), Л. В. Кахнович (1961) и других авторов показано, что преимущественное накопление того или иного компонента хлорофилла в значительной степени определяется интенсивностью света и его спектральным составом. Зейбольд и Эгле (Seybold, u. Egle, 1937) установили, что растения разных экологических групп различаются по содержанию компонентов хлорофилла. У растений открытых местообитаний преобладает накопление хлорофилла «a», вследствие чего эти растения характеризуются большей величиной соотношения хлорофилла «a» : «b», в отличие от растений, растущих в условиях затенения. Эти же авторы приводят данные по соотношению компонентов хлорофилла в зависимости от вертикальной зональности. Так, альпийские виды растений имели в среднем величину соотношения хлорофилла «a» : «b» 5.1, а равнинные виды — 3.6.

Т. Н. Годневым и Н. С. Судник (1959) показана теневыносливость сеянцев яблони на основе изучения соотношения хлорофилла «a» : «b» и наблюдений над их ростом в условиях искусственного затенения. Н. Д. Пестерович и Ю. А. Бибиков (1961) отмечают, что светолюбивые лианы отличаются большей величиной соотношения хлорофилла «a» : «b», по сравнению с теневыносливыми.

В наших опытах по изучению влияния светового режима на динамику накопления компонентов хлорофилла выявлена прямая коррелятивная связь между величиной соотношения хлорофилла «a» : «b» и интенсивностью света (Вакула, 1962). Сведения по динамике накопления компонентов хлорофилла «a» и «b» в онтогенезе приводятся также Л. Я. Полозовой (1954). По ее данным, по мере развития листьев дуба соотношение компонентов хлорофилла «a» : «b» изменялось от 0.69 до 2.49. Веттштейн (Wettstein, 1957), изучая накопление пигментов в ходе развития проростков ячменя, показал, что в процессе развития пластид отношение хлорофилла «a» : «b» меняется от 0.6 до 2.7. Эти авторы отмечают, что с прекращением роста листьев и по достижении ими определенной зрелости величина соотношения компонентов хлорофилла стабилизируется. Согласно исследованиям других авторов, величина соотношения хлорофилла «a» : «b» у зрелых листьев растений является также довольно постоянной (Willstätter u. Stoll, 1913; Годнев, Судник, 1959; Пестерович, Бибиков, 1961, и др.).

Приведенные литературные данные свидетельствуют о том, что растения, приспособленные к высокой интенсивности света (светолюбивые растения), характеризуются преимущественным накоплением хлорофилла «a», т. е. большей величиной соотношения хлорофилла «a» : «b», чем растения, приспособленные к малой интенсивности света (теневыносливые растения). То или иное отношение растения к свету определяется многими особенностями как самого растения, так и условиями среды, в которой оно находится. Поэтому величина соотношения компонентов хлорофилла рассматривается нами лишь как косвенный, но объективный показатель, отражающий взаимосвязь растения со средой и характеризующий в определенной мере отношение растения к свету.

Исходя из этого, мы приводили сравнительные исследования содержания компонентов хлорофилла «a» и «b» в листьях золотистолистных, краснолистных, пестролистных форм и у соответствующих исходных зеленолистных видов растений. Для анализа брались закончившие рост и достигшие зрелости световые листья, находящиеся в равных условиях освещенности, что проверялось по ходу взятия проб люксметром. Пробы сопоставляемых растений (форма—вид) анализировались параллельно. Повторность трехкратная. Количественные определения хлорофилла выполнены в ацетоновой вытяжке с помощью спектрофотометра СФ-5 по методу Годнева (1952). Вычисление содержания хлорофилла «a» и «b» производилось по уравнениям Н. Нибома (Nybom N., 1955) с последующим пересчетом на 1 га свежих листьев.

Соотношение компонентов хлорофилла у золотистолистных и типичных форм

Из табл. 1 видно, что золотистолистные формы растений резко отличаются от типичных зеленолистных форм как по общему содержанию хлорофилла, так и по соотношению его компонентов. У золотистолистных растений неизменно наблюдалось меньшее суммарное содержание хлоро-

филла и большее относительное содержание хлорофилла «а». Так, в среднем за вегетацию в световых листьях золотистолистных форм хлорофилл «а» составлял от общей суммы (а+b) у *Physocarpus opulifolia* f. *lutea* 92.3%, *Sambucus nigra* f. *aurea* 90.4, *Philadelphus coronarius* f. *aurea* 89.5%, *Lonicera japonica aureo-reticulata* 90.2%, а у их зеленолистных исходных видов его было соответственно: 80.5, 78.2, 79.4, 82.2%. Вследствие этого золотистолистные формы характеризуются значительно большей величиной соотношения хлорофилла «а»:«b». Полученные результаты согласуются с данными Зейбольда и Эгле, которые отмечали «ненормально высокое отношение хлорофилла „a“ : „b“ в бедных хлорофиллом желтых листьях» (Seybold u. Egle, 1938).

ТАБЛИЦА 1

Содержание хлорофилла в световых листьях золотистых и типичных форм различных растений в ходе вегетации

Растения	Дата определения	Хлорофилл (мг в 1 г свежих листьев) «а» + «b»	«а»	«b»	Отношение «а» : «b»	Средняя величина «а» : «b»
Physocarpus opulifolia (L.) Maxim. f. *lutea* hort.	6 VII	0.366	0.337	0.029	11.62	11.94
	3 VIII	0.357	0.330	0.027	12.22	
	31 VIII	0.299	0.276	0.023	12.00	
Physocarpus opulifolia (L.) Maxim.	6 VII	1.72	1.37	0.35	3.91	4.17
	3 VIII	2.30	1.87	0.43	4.34	
	31 VIII	2.01	1.63	0.38	4.28	
Sambucus nigra L. f. *aurea* Sweet.	8 VII	0.192	0.175	0.017	10.29	10.34
	5 VIII	0.281	0.257	0.024	10.70	
	2 IX	0.188	0.171	0.017	10.05	
Sambucus nigra L.	8 VII	1.16	0.91	0.25	3.64	3.52
	5 VIII	1.95	1.51	0.44	3.43	
	2 IX	1.44	1.12	0.32	3.50	
Philadelphus coronarius L. f. *aurea* Rend.	7 VI	0.315	0.282	0.033	8.54	8.59
	17 VII	0.221	0.199	0.022	9.04	
	4 VIII	0.359	0.320	0.039	8.20	
Philadelphus coronarius L.	7 VI	1.85	1.46	0.39	3.74	3.91
	17 VII	1.37	1.09	0.28	3.89	
	4 VIII	1.64	1.32	0.32	4.12	
Lonicera japonica L. v. *aureo-reticulata* Nichols.	14 VI	0.322	0.291	0.031	9.38	9.06
	7 VII	0.361	0.324	0.037	8.75	
	14 VIII	0.423	0.381	0.042	9.07	
Lonicera japonica L.	14 VI	1.01	0.82	0.19	4.31	4.47
	7 VII	1.15	0.94	0.21	4.47	
	14 VIII	1.07	0.88	0.19	4.63	

Что касается суммарного содержания хлорофилла («а»+«b»), то в световых листьях золотистолистных форм его было в 7—3 раза меньше, чем в соответствующих листьях зеленолистных видов.

Поскольку опытные растения выращивались в равных световых и других экологических условиях, можно заключить, что различия в соотношении компонентов хлорофилла обусловлены биологическими особенностями исследуемых растений, выработанными в ходе их эволюции. Золотистолистные формы, имеющие значительно бо́льшую величину соотношения хлорофилла «а» : «b», чем их исходные виды, следует рассматривать как растения, приспособленные к условиям высокой интенсивности света.

Функциональное значение компонентов хлорофилла пока во многом неясно. В этой связи обращает на себя внимание то, что в результате приспособления растений к высокой интенсивности света наблюдается не только снижение количества хлорофилла, но и качественное изменение структуры содержания его компонентов, определяемой величиной соотношения хлорофилла «а» : «b». Следует также отметить еще одну особенность золотистолистных форм — их высокую фотосинтетическую активность. Так, при полном солнечном освещении и температуре воздуха 25° у золотистолистных форм *Sambucus nigra* и *Ulmus* sp. ассимиляционные числа равнялись 120 и 82, а у их исходных зеленолистных видов — соответственно 6.6 и 6.9 (Willstätter u. Stoll, 1918). Золотистолистные и зеленолистные растения различаются также и по оптическим свойствам листьев — пропусканию, отражению и поглощению лучистой энергии в области физиологической радиации (Рабинович, 1953; Клешнин, Шульгин, Верболова, 1960).

В наших исследованиях по влиянию светового режима на декоративные признаки садовых форм затенение опытных растений приводило к полной потере золотистой окраски листьев, характерной для этих форм. Золотистолистные растения в условиях с недостаточной для них интенсивностью освещенности резко увеличивали содержание хлорофилла и по состоянию пигментной системы приближались к исходным зеленолистным видам. Интересно отметить, что в этом случае и по соотношению компонентов хлорофилла золотистолистные и типичные формы мало отличались между собой. Исчезновение золотистой окраски листьев объясняется изменением количественного соотношения желтых пигментов — каротиноидов и хлорофилла (Любименко, Бриллиант, 1924). Золотистая окраска листьев декоративных форм лучше всего проявляется при полном освещении в условиях открытого местоположения растений. Это обстоятельство следует учитывать при использовании золотистолистных форм растений в зеленом строительстве.

Отмеченные факты дают основание для разграничения в отношении к свету золотистолистных и типичных зеленолистных форм, указывают на повышенное светолюбие первых.

Соотношение компонентов хлорофилла у краснолистных и типичных форм

Можно отметить как характерную особенность этой группы растений, что у всех исследованных краснолистных форм величина соотношения хлорофилла «а» : «b» была несколько меньшей, чем у соответствующих зеленолистных видов (табл. 2). Аналогичные данные были получены и у других представителей этой группы растений. Эгле (Egle, 1937), исследовавший пигментную систему некоторых краснолистных водных растений, отмечал такую же закономерность, т. е. меньшее относительное содержание хлорофилла «а» у краснолистных растений, по сравнению с соответствующими зеленолистными видами. У краснолистных же форм *Fagus silvatica* и *Corylus avellana*, по данным Эгле, относительное содержание хлорофилла «а» было бо́льшим, чем у зеленолистных видов этих растений. В наших исследованиях краснолистная форма *Fagus silvatica* не составляла исключения и наряду с другими краснолистными формами имела меньшую величину соотношения хлорофилла «а» : «b» (табл. 2). Как известно, красная окраска листьев этой группы растений обусловлена присутствием в тканях листа пигментов из группы антоцианов (Любименко и Бриллиант, 1924). Различия в величине соотношения хлорофилла «а» : «b» у краснолистных форм и их зеленолистных видов Эгле (1937) объясняет тем, что краснолистные растения получают иной спектральный состав света, чем зеленолистные виды. В частности, они получают меньше зеленых лучей вследствие большего их поглощения

ТАБЛИЦА 2

Содержание хлорофилла в световых листьях краснолистных и типичных форм в ходе вегетации

Растения	Дата определения	Хлорофилл (мг в 1 г свежих листьев) «а»+«b»	«а»	«b»	Отношение «а» : «b»	Средняя величина «а» : «b»
Betula verrucosa Ehrh. f. *purpurea* Scheid.	12 VIII	2.41	1.87	0.54	3.46	3.57
	15 VIII	2.77	2.16	0.61	3.54	
	27 IX	2.36	1.86	0.50	3.72	
Betula verrucosa Ehrh.	12 VII	2.28	1.84	0.44	4.18	4.37
	15 VIII	2.63	2.16	0.47	4.59	
	27 IX	1.82	1.48	0.34	4.35	
Berberis vulgaris L. f. *atropurpurea* Rgl.	13 VI	1.49	1.13	0.36	3.13	3.07
	12 VIII	1.71	1.29	0.42	3.07	
	4 IX	1.73	1.30	0.43	3.02	
Berberis vulgaris L.	13 VI	1.42	1.17	0.25	4.68	4.56
	12 VIII	1.32	1.08	0.24	4.50	
	4 IX	1.71	1.40	0.31	4.51	
Berberis thunbergii DC. f. *atropurpurea* Chenault.	12 VIII	0.99	0.77	0.22	3.50	3.34
	29 VIII	0.59	0.45	0.14	3.21	
	4 IX	0.52	0.40	0.12	3.33	
Berberis thunbergii DC.	12 VIII	0.80	0.66	0.14	4.71	4.52
	29 VIII	0.64	0.52	0.12	4.33	
	4 IX	0.61	0.50	0.11	4.54	
Fagus silvatica L. f. *purpurea* Ait.	12 VI	2.75	2.12	0.63	3.36	3.28
	4 VII	3.26	2.50	0.76	3.28	
	29 VIII	3.32	2.53	0.79	3.20	
Fagus silvatica L.	12 VI	2.48	1.96	0.52	3.76	3.76
	4 VII	2.86	2.26	0.60	3.76	
	29 VIII	3.11	2.46	0.65	3.78	

антоцианами. Эгле также указывает, что краснолистные формы могут иметь как бóльшую величину соотношения хлорофилла «а» : «b», так и меньшую, по сравнению с их зеленолистными видами, поскольку кривая поглощения антоцианов варьирует с изменениями pH среды.

Однако, как показывают исследования, листья, содержащие антоциан, мало отличаются от зеленых листьев в поглощении ультрафиолетовых лучей, а также лучей физиологической радиации (Шульгин, Клешнин, Верболова, 1959; Клешнин, Шульгин, Верболова, 1960; Шульгин, Клешнин, Подольный, 1960). Данные указанных авторов ставят под сомнение существование связи между величиной соотношения хлорофилла «а» : «b» краснолистных форм и получаемым спектральным составом света, на что указывает Эгле. Эти данные предостерегают также от поспешных выводов в отношении световой характеристики краснолистных форм и зеленолистных видов на основе принятого нами критерия — величины соотношения хлорофилла «а» : «b». Имеется ряд сведений, приведенных в монографии Рабиновича (1953) о том, что, помимо общеизвестного факта, — изменяемости хлорофилла под влиянием солей, кислот и щелочей, — образование феофитина может происходить даже в живых клетках растений, не говоря уже о возможности разрушения хлорофилла в процессе экстракции под воздействием органических кислот клеточного сока. Поэтому у растений с повышенной кислотностью клеточного сока, несмотря на принимаемые меры по ее нейтрализации, трудно избежать частичного разрушения хлорофилла при его экстракции. Особенно это касается хлорофилла «а», менее стойкого к подобному воздействию (Wolf, 1956). У краснолистных же форм эти

трудности еще более усугубляются присутствием антоцианов в мезофилле листа, т. е. в непосредственной близости с хлоропластами. По современным представлениям, антоцианы являются гексозидами ароматических соединений с пирановым кольцом. Основной частью их молекулы являются антоцианидины, которые могут быть представлены в виде щелочных солей, солей кислот, а также оксониевых соединений. Особенности локализации антоцианов в листе и их химические свойства указывают на возможное частичное разрушение хлорофилла «а» под воздействием этих соединений в процессе экстракции хлорофилла. Очевидность такого предположения вытекает также из полученных данных (табл. 2). Так, расхождение в величине соотношения хлорофилла «а» : «b» — было наибольшим между краснолистными формами *Berberis vulgaris* и *B. thunbergii* и их зеленолистными формами, т. е. у таких растений, где в процессе экстракции помимо разрушающего действия органических кислот клеточного сока, которыми очень богаты эти растения, на хлорофилл влияли также присутствующие в тканях листа антоцианы. У тех же растений, где разрушение хлорофилла обусловливалось лишь действием антоцианов, различия в величине соотношения компонентов хлорофилла были меньшими (см. табл. 2 — *Fagus silvatica*, *Betula verrucosa* и их краснолистные формы).

В связи с вышесказанным, можно предположить, что in vivo пигментные системы краснолистных форм и типичных форм вида существенно не отличаются по соотношению компонентов хлорофилла. Следует также отметить, что краснолистные формы содержат большое количество хлорофилла («а»+«b»), которое маскируется антоцианом. Таким образом, приводимые в дендрологической литературе характеристики отношения к свету отдельных видов растений могут быть распространены и на их краснолистные формы с той лишь оговоркой, что краснолистные формы, в силу частичного поглощения лучистой энергии антоцианами, приспособлены к несколько повышенной интенсивности света. Степень же приспособленности зависит от количества и характера расположения антоцианов в тканях листа.

Наблюдения за краснолистными формами в парковых насаждениях показывают, что наибольшим и длительным декоративным эффектом обладают те растения, которые произрастают на открытых местах или в условиях легкого отенения, у них краснолистность сохраняется длительное время. Это можно объяснить специфическим действием света на биосинтез антоцианов, на что указывали еще В. Н. Любименко и В. А. Бриллиант (1924), а позднее экспериментально доказано Зейгельманом (Siegelman, 1959) и другими.

Соотношение компонентов хлорофилла у пестролистых и типичных форм

Как видно из табл. 3, пестролистные растения отличаются от зеленолистных видов меньшим общим содержанием хлорофилла, причем у некоторых растений (*Euonymus japonica* f. *argenteo-variegata* и *Eu. japonica*, *Acer negundo* f. *variegata* и *A. negundo*) это различие является весьма существенным. Учитывая это, можно было бы придти к выводу, что пестролистные растения являются более светолюбивыми, чем их типичные зеленолистные формы, поскольку светолюбивые растения характеризуются малым содержанием хлорофилла на единицу веса листа (Любименко, 1905, 1906, 1908). Анализ соотношения компонентов хлорофилла показывает, что такого разграничения сделать нельзя, так как различия в величине соотношения хлорофилла «а» : «в» у этой группы растений весьма незначительны. Противоречие в световой характеристике, возникающее при анализе общего содержания хлорофилла и соотношения его компонентов, является лишь кажущимся. В этом можно убедиться, если при-

ТАБЛИЦА 3

Содержание хлорофилла в световых листьях пестролистных и типичных форм в ходе вегетации

Растения	Дата определения	Хлорофилл (мг в 1 г свежих листьев) «а» — «b»	«а»	«b»	Отношение «а» : «b»	Средняя величина «а» : «b»
Acer negundo L. f. *variegata* Jacques	19 VII	1,11	0,89	0,22	4,04	4,07
	31 VIII	2,19	1,76	0,43	4,09	
	15 IX	1,48	1,19	0,29	4,10	
Acer negundo L.	19 VII	1,32	1,03	0,29	3,55	3,64
	31 VIII	2,66	2,08	0,58	3,58	
	15 IX	2,50	1,98	0,52	3,86	
Euonymus japonica L. f. *argenteo-variegata* (Rgl.) Rehd.	13 VII	1,38	1,06	0,32	3,31	3,19
	14 VIII	1,22	0,92	0,30	3,06	
	14 IX	1,35	1,03	0,32	3,22	
Euonymus japonica L.	13 VII	2,68	2,01	0,67	3,00	3,06
	14 VIII	2,26	1,72	0,54	3,18	
	14 IX	2,49	1,87	0,62	3,01	
Cornus alba L. f. *argenteo-marginata* (Rehd.) Schelle	4 VII	1,90	1,53	0,37	4,13	4,05
	29 VIII	2,05	1,64	0,41	4,00	
	26 IX	1,26	1,01	0,25	4,04	
Cornus alba L.	4 VII	2,03	1,61	0,42	3,83	3,71
	29 VIII	2,14	1,69	0,45	3,76	
	26 IX	1,69	1,32	0,37	3,56	

нять во внимание природу пестролистности растений, а, следовательно, и причину меньшего содержания хлорофилла у этих растений. Любименко (1916), отмечал, что пестролистность многих растений объясняется внутренними факторами, специфичными для этой группы растений. Он указывал, в частности, на напряженность окислительных процессов в протоплазме как на решающий, регулирующий фактор хлорофиллонакопления в листьях пестролистных растений. Подтверждением этому также служат данные Н. Н. Гортиковой и Д. Н. Сапожникова (1939, 1940) и В. А. Яблоковой (1954). Пестролистность может быть также вызвана различными причинами патогенного характера (Рыжков, 1933). Поэтому различия в количественном содержании хлорофилла между пестролистными формами и типичными формами вида следует объяснять не приспособленностью к определенному световому режиму этих растений, а действием внутренних факторов, специфичных для этой группы растений. Это также хорошо видно из сравнительного анализа общего содержания хлорофилла и величины соотношения хлорофилла «а» : «b» у исследуемых групп растений. Так, сопоставляя пигментные системы золотистолистных и типичных форм (табл. 1), мы видим, что уменьшение общего содержания хлорофилла у золотистолистных форм приводит к резкому увеличению величины соотношения хлорофилла «а» : «b».

У пестролистных же форм этого не наблюдается. Например, значительное расхождение по общему содержанию хлорофилла у *Euonymus japonica* f. *argenteo-marginata* и типичной формы *Eu. japonica* не сопровождается существенными изменениями в величине соотношения хлорофилла «а» : «b». У других представителей этой группы растений (табл. 3) различия как по общему содержанию хлорофилла, так и по величине соотношения хлорофилла «а» : «b» между пестролистной и типичной формой были очень незначительными. Полученные данные свидетельствуют, что пестролистные и типичные формы в своем отношении к свету весьма близки; но могут быть и исключения. Исследованиями А. Ф. Клешнина и Н. А. Шульгина (1959) показано, что снижение концентрации

хлорофилла ниже 2 мг на 100 см² листовой поверхности может сказываться на поглощении лучистой энергии. Это в свою очередь приведет к снижению фотосинтетической деятельности растения. Поэтому в тех случаях, когда пестролистность захватывает слишком большие участки листьев и содержание хлорофилла вследствие этого снижается до указанных пределов, можно говорить о повышенном требовании к свету пестролистных растений. Однако повышенное требование таких растений к свету в результате уменьшения концентрации хлорофилла до критических пределов (под влиянием неблагоприятных факторов) следует отличать от светолюбия растений как результата их приспособления к высокой интенсивности света в ходе их эволюции.

В заключение несколько слов о разделении растений на «светолюбивые» и «теневыносливые». Такого рода световая характеристика является довольно грубой и субъективной. Именно этим можно объяснить встречающиеся в специальной литературе противоречивые оценки отношения к свету одних и тех же видов растений.

Первоначально такое деление основывалось лишь на результатах визуальных наблюдений за ростом и развитием растений, находящихся в разных условиях светового режима. Особенности пигментной системы не принимались во внимание. Между тем анализ содержания хлорофилла у растений различных экологических групп (Любименко, 1906, 1908) раскрывает физиологические основы такого деления и дает возможность подойти к более дифференцированной световой характеристике древесных растений.

Степень светолюбия или теневыносливости растений важно знать для разработки научно обоснованных рекомендаций по агротехнике выращивания древесных растений и особенно рекомендаций по их использованию в зеленом строительстве. Садово-парковые композиции, построенные без детального учета таких сведений, быстро теряют свои декоративные качества и являются весьма недолговечными. Б. С. Мошков (1955) отмечает, что оценка светолюбия даже многих культурных растений не является исчерпывающей и нуждается в дальнейшем уточнении. К сожалению, не представляется возможным выразить степень приспособленности растений к определенному режиму света в каких-либо математических формулах или величинах, поскольку речь идет о сложном биологическом процессе, отражающем лишь одну из многих взаимосвязанных сторон жизнедеятельности растительного организма. Но анализ состояния пигментной системы — общего содержания хлорофилла и соотношения его компонентов — позволяет ближе подойти к сущности таких биологических свойств растений, как их светолюбие и теневыносливость. Величина соотношения хлорофилла «а» : «b» оказалась вполне пригодным критерием для выявления различий в приспособленности пигментной системы растений к определенным световым условиям в пределах таких систематических единиц, как вид и форма.

Что касается сравнительного изучения представителей отдельных родов на основе указанного критерия, то при этом проявляется та же закономерность, т. е. более светолюбивые растения имеют бо́льшую величину соотношения хлорофилла «а» : «b». Но различия в величине соотношения компонентов хлорофилла в этом случае оказываются менее выраженными. Например, такие крайние по своей световой характеристике породы, как *Fagus silvatica* и *Betula verrucosa*, имели величину соотношения хлорофилла «а» : «b» соответственно 3.8 и 4.4. Трудно судить о физиологической значимости подобных цифровых расхождений. Принимая во внимание «упорство», с каким растения сохраняют на протяжении всего вегетационного периода определенное соотношение компонентов хлорофилла, можно лишь предполагать, что отмечаемое различие весьма существенно для физиологических процессов, связанных с использованием света. Следует также учитывать, что хлорофилл сам по

себе еще не обусловливает процесс фотосинтеза. Лишь совместно с другими компонентами пластид (Вечер, 1961), составляя сложный хлорофилло-белковый комплекс (Цвет, 1901; Любименко, 1921; Годнев и Осипова, 1947; Сапожников, 1953), хлорофилл участвует в процессе фотосинтеза. Фотосинтез же зависит не только от условий освещенности, но и от ряда внутренних и внешних факторов (Ничипорович, 1955), которые в свою очередь могут по-разному влиять на растение в зависимости от его анатомической и морфологической структуры. В этой сложной цепи взаимосвязанных процессов и явлений трудно ожидать, что лишь особенности пигментной системы будут определять отношение растений к свету. Этими же соображениями можно объяснить способность некоторых растений к успешному произрастанию в разных условиях светового режима без существенных изменений пигментной системы. Поэтому, желая поставить растения различных систематических групп в определенный ряд по их отношению к свету, вряд ли удастся сделать это на основе одного признака, пусть даже очень существенного. С другой стороны, углубление знаний, особенно в области функционального значения компонентов хлорофилла, выявление физико-химических свойств и особенностей хлорофилла в связи с различиями в условиях обитания растений несомненно будут способствовать совершенствованию методики оценки светолюбия и теневыносливости растений.

Выводы

1. Величина соотношений хлорофилла «а» : «b» может служить косвенным показателем отношения растения к свету. Она пригодна более всего для сравнительного изучения растений, близких между собой в систематическом отношении (вид, разновидность, форма).

2. Золотистолистные формы древесных растений в значительной степени отличаются приспособленностью пигментной системы к высокой интенсивности света и являются более светолюбивыми растениями, по сравнению с соответствующими типичными зеленолистными формами.

3. Краснолистные и типичные формы древесных растений, судя по особенностям их пигментных систем, существенно не отличаются друг от друга в своем отношении к свету. В силу частичного поглощения лучистой энергии антоцианами краснолистные формы приспособлены к несколько повышенным условиям освещенности.

4. Пестролистные и типичные формы по состоянию пигментной системы очень близки между собой и также не отличимы в своем отношении к свету. Исключение составляют растения с сильно выраженной пестролистностью, а, следовательно, с очень малым содержанием хлорофилла. Эти растения характеризуются повышенным требованием к свету.

5. Отмечаемые эколого-биологические особенности декоративных форм древесных растений следует учитывать при их использовании в зеленом строительстве с целью получения наибольшего декоративного эффекта и долговечности насаждений.

Автор приносит искреннюю благодарность доктору биологических наук Д. И. Сапожникову и доктору биологических наук, профессору С. Я. Соколову за ценные замечания и советы, данные при рассмотрении рукописи настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Бажанова Н. В. (1955). Динамика фитохромов пластид в связи со стадийным развитием растений, формообразовательными процессами и условиями среды. Изв. естеств.-научн. инст. им. Лесгафта. 27. — Баталин А. Ф. (1872). О влиянии света на образование формы растения. — Бекетов А. Н. (1951). Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету? Изв. АН СССР. сер. биолог., 6. — Вакула В. С. (1962). О корреляции между интенсивностью света и величиной

соотношения хлорофилла «а»: «b» древесных растений. Докл. АН БССР, 9. — Вечер А. С. (1961). Пластиды растений. — Годнев Т. Н. (1952). Строение хлорофилла и методы его определения. — Годнев Т. Н. (1952). Строение хлорофилла и методы его определения. — Годнев Т. Н., Н. С. Судник. (1959). Световой режим сеянцев плодовых растений и образование компонентов хлорофилла. В сб.: Вопросы физиологии растений и микробиологии. — Годнев Т. Н., Л. В. Кахнович. (1961). Влияние добавочной коротковолновой радиации на содержание пигментов у некоторых растений. В сб.: Вопросы физиологии растений и микробиологии, 2. — Годнев Т. Н. и О. П. Осипова. (1947). О природе связи хлорофилла и белка в хлоропластах. ДАН СССР, 7, 2. — Гортикова Н. Н. и Д. И. Сапожников. (1939). Зависимость зеленения растений от окислительно-восстановительного потенциала. Сов. бот., 5. — Гортикова Н. Н. и Д. И. Сапожников. (1940). Влияние окислительно-восстановительного потенциала на зеленение. Сов. бот., 1. — Гюббенет Е. Р. (1951). Растение и хлорофилл. — Дарвин Ч. (1939). Происхождение видов. Соч., 3. — Зайцева А. А. (1940). О зависимости между накоплением хлорофилла и развитием растения. ДАН СССР, 27, 8. — Кахнович Л. В. (1961). Накопление пигментов и изменение размеров и количества хлоропластов в листьях салата в зависимости от интенсивности освещения различными типами люминесцентных ламп. В сб. Вопросы физиологии растений и микробиологии, 2. — Клешнин А. Ф., И. А. Шульгин. (1959). Об оптических свойствах листьев растений. ДАН СССР, 125, 5. — Клешнин А. Ф., И. А. Шульгин, М. И. Верболова. (1960). Об оптических свойствах листьев растений. Бот. журн., 4. — Любименко В. Н. (1905). О чувствительности хлорофиллоносного аппарата светолюбивых и теневыносливых растений. Лесной журн., 8—9. — Любименко В. Н. (1906). Новые данные о чувствительности хлорофиллоносного аппарата светолюбивых и теневыносливых растений. Лесной журн., 1. — Любименко В. Н. (1908). Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у световых и теневыносливых растений. Тр. по лесному опытн. делу в России, 13. — Любименко В. Н. (1916). О превращении пигментов пластид в живой ткани растения. Зап. Акад. наук, сер. 8, 33. — Любименко В. Н. (1921). О связи хлорофилла с белками пластид. Дневник Всеросс. съезда ботаников. — Любименко В. Н. и В. А. Бриллиант. (1924). Окраска растений. — Мошков Б. С. (1955). Влияние интенсивности и продолжительности освещения на рост и развитие растений. Физиолог. раст., 2, 6. — Нестерович Н. Д., Ю. А. Бибиков. (1961). Соотношение компонентов хлорофилла в листьях древесных лиан как показатель их отношения к свету (на белорусск. яз.). Изв. АН БССР. сер. биолог., 4. — Ничипорович А. А. (1955). Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). — Полозова Л. Я. (1954). Жизнедеятельность эмбриональных листьев дуба. Тр. Инст. леса АН СССР, 17. — Рабинович Е. (1951, 1953). Фотосинтез. 1 и 2. — Радченко С. И. (1950). О формативном значении бихромов и пластид. Изв. Акад. педагог. наук РСФСР, 29. — Рыжков В. Л. (1933). Мутации и болезни хлорофиллового зерна. — Сапожников Д. И. (1953). Новые наблюдения над хлорофиллом. Тр. БИН, сер. 4, 9. — Соколов С. Я. (1936). Экологическая и ценотическая классификации древесных и кустарниковых пород Абхазии. В кн.: Абхазия, геобот. и лесовод. очерк. — Сурож Н. (1891). Об отношении древесных и кустарниковых пород к интенсивности освещения. Лесной журн., 2. — Тимирязев К. А. (1948). Солнце, жизнь и хлорофилл. Соч., 1. — Турский М. К. (1904). Лесоводство. — Цвет С. М. (1901). Физико-химическое строение хлорофилльного зерна. Диссерт., М. — Шульгин И. А., А. Ф. Клешнин, М. И. Верболова. (1959). О роли антоциано в поглощении лучистой энергии листьями растений. Научн. докл. высш. школы; биолог. науки, 2. — Шульгин И. А., А. Ф. Клешнин, В. З. Подольный. (1960). Оптические свойства листьев растений в ультрафиолетовой области излучения. Физиолог. раст., 7, 2. — Яблокова В. А. (1954). Клеточно-физиологическое исследование pH и флуоресценции пестролистного растения. ДАН СССР, 98, 1. — Egle K. (1937). Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. Planta, 26, 4. — Nybom N. (1955). The pigment characteristics of chlorophyll mutations in barley. Hereditas, 41, 3—4. — Seybold A. u. K. Egle. (1937). Lichtfeld und Blattfarbstoffe, I. Planta, 26, 3. — Seybold A. u. K. Egle. (1938). Lichtfeld und Blattfarbstoffe, II. Planta, 28, 1. — Siegelman H. W. (1959). Biosynthesis of Anthocyanyn and related compounds. Recent advances in Botany, 2. — Wettstein D. (1957). Chlorophyll-letale und der submicroskopishe Formwechsel der Plastiden. Experiment. Cell. Rex., 12. — Wiesner I. (1907). Lichtgenuss der Pflanzen. — Willstätter R. u. A. Stoll. (1913). Untersuchungen über Chlorophyll. — Willstätter R. u. A. Stoll. (1918). Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. — Wolf F. (1956). Changes in chlorophyllis A and B in autumn leaves. Amer. Journ. of Bot., 43, 9.

Центральный
ботанический сад
Академии наук
Белорусской ССР.

LIGHT REQUIREMENTS OF ORNAMENTAL AND TYPICAL FORMS OF SOME TREES

By V. S. Vakula

SUMMARY

The light requirements of the chrysophyllous, erythrophyllous, poecilophyllous and the typical chlorophyllous forms of trees were studied by means of comparative spectrophotometric analysis of the content of the components of chlorophylls a and b. Chrysophyllous forms were observed to be distinctly different from the corresponding typical forms by the high adaptation of their pigments system to high light intensity. The difference between the erythrophyllous and poecilophyllous forms on the one hand and the typical forms of the same species on the other hand are less conspicuous. It is pointed out that the ornamental qualities of chrysophyllous and erythrophyllous forms are manifested best under the conditions of open sites.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 10

Э. Р. Орловская

НАХОДКИ *PSEUDOTORELLIA* И *ERETMOPHYLLUM* В ЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ КАЗАХСТАНА

С 3 рисунками и 4 таблицами рисунков

(Получено 27 XI 1961)

Во время полевых работ в 1956 г. в Алакульском угленосном районе были собраны многочисленные отпечатки гинкговых из рода *Pseudotorellia* и один представитель рода *Eretmophyllum*.[1] Все отпечатки найдены в керне буровых скважин в темно-серых аргиллитах угленосной свиты и светлых желтоватых или сероватых аргиллитах полосчатой свиты. В последнем случае отпечатки лишены углистой пленки. Среди ископаемого материала имеются прекрасно сохранившиеся целые листья с кутикулой, а также масса фрагментов, принадлежность которых к роду *Pseudotorellia* определяется на основе изучения их эпидермального строения.

На алакульском материале удалось выделить три вида *Pseudotorellia*, два из них ранее описывались из мезозойских отложений Европы и Азии, третий — новый вид. Фрагментарность крупного отпечатка *Eretmophyllum* и отсутствие на нем углистой пленки сделало невозможным определение до вида редкого представителя гинкговых.

В 1960 г. старшим геологом Казахского института минерального сырья М. В. Буниной в Отдел палеобиологии была передана коллекция среднеюрской флоры из отвалов шахты Байконур,[2] среди отпечатков которой на куске светло-серого аргиллита сохранилось несколько отпечатков почти целых листьев. Прекрасная сохранность отпечатков, наличие прозрачной пленки, позволившей частично изучить их эпидермальное строение,— все это хорошо дополнило фрагментарный алакульский материал по *Eretmophyllum* и дало возможность автору провести морфологическое и анатомическое сопоставление двух близких родов: *Pseudotorellia* и *Eretmophylum*, а также сравнить их с морфологически близкими родами.

Единичные представители *Pseudotorellia* в юрских отложениях Казахстана находились и ранее и описывались под формальным родовым названием *Feildenia*. В. Д. Принада (1938) описал *Feildenia ensiformis* (Heer) *Pryn.* из среднеюрских отложений р. Эмбы и несколько отпечатков *Feildenia* sp. из юрских отложений Майкюбеня и Кендерлыка (Принада, 1941). А. И. Турутанова-Кетова (1944) описала *Feildenia nordenskioldii* Nath. из юры п-ова Мангышлака, М. И. Брик (1952) — *Feildenia* sp. из среднеюрских отложений бассейна р. Илек.

Отпечатки *Eretmophyllum* известны из нижне-среднеюрских отложений п-ва Мангышлака, среднеюрских отложений бассейна р. Эмбы, из юры бассейна р. Илек (*Eretmophyllum pubescens* Thom., Принада, 1941).

Как показало изучение материала, имевшегося в распоряжении автора, морфологические и анатомические признаки *Pseudotorellia* и *Eretmophyllum*,

[1] Коллекция юрской флоры Алакульского угленосного района хранится в Отделе палеобиологии Института зоологии АН Каз. ССР под № 37.

[2] Коллекция хранится в Отделе палеобиологии Института зоологии АН Каз. ССР под № 103.

встреченных на территории Казахстана, достаточно отличны, что видно из их сопоставления:

Род *Eretmophyllum* (*E. baikonuricum* sp. n. *Eretmophyllum* sp.)	Род *Pseudotorellia* (*P. nordenskioldii* (Nath.) Fl., *P. ephela* (Harris) Fl., *P. rarinervis* sp.
Листья крупные (110—112 мм длиной и 14—18 мм шириной), одиночные, обратноланцетные или линейные. Листовая пластинка постепенно переходит в длинный широкий черешок (30—40 мм длиной). Верхушка тупозакругленная, иногда слегка выемчатая.	Листья мелкие и средние (22—65—105 мм — самый крупный — длины и 3.5—9 мм ширины), одиночные обратноланцетные или линейные, постепенно переходящие в черешок. Черешок короткий (до 3 мм дл.), неясно выраженный. Верхушка закругленная, реже слегка выемчатая.
Жилки ясные, широко расставленные, в средней части листа 13—18 жилок, дихотомирующих в базальной части. Между жилками ясно заметны удлиненные секреторные железки.	Жилки сближенные, в средней части листа 6—11 жилок, дихотомирующих в базальной части. Секреторных железок нет.
Клетки эпидермы между жилками полигональные со слегка узлистыми стенками, в местах, соответствующих прохождению жилок, прямоугольные вытянутые с сильно кутинизированными стенками. Папиллы на эпидермальных клетках отсутствуют. Устьица имеются на обеих поверхностях эпидермиса. Побочных клеток устьиц 6, в сторону устьичной щели их стенки сильно кутинизированы.	Клетки эпидермы веретеновидные с утолщениями на концах. Стенки клеток прямые или слегка извилистые. Жилки на эпидермисе почти не прослеживаются. Верхняя эпидерма лишена устьиц. Побочные клетки с папиллами, нависающими часто над устьичным отверстием в виде сосочка.

Род *Ginkgodium* по характеру жилкования близок к *Pseudotorellia* и *Eretmophyllum*, но отличается яйцевидной формой листовой пластинки, нередко у верхушки рассеченной.

Признаки *Pseudotorellia* и *Eretmophyllum* необычным образом объединяет в себе род *Glossophyllum*. Морфологически он трудно отличим от вышеназванных родов и решающим в этом случае является строение эпидермы. *Pseudotorellia* отличается от *Glossophyllum* гипостоматическими листьями, извилисто-ребристыми стенками клеток, продольно расположенными устьицами, отсутствием бородавочек на эпидермальных клетках.

Eretmophyllum, который близок к *Glossophyllum* величиной и формой листовой пластинки с длинным черешком, а также строением эпидермы, отличается выемчатой верхушкой листьев и присутствием секреторных железок. Последний признак, по мнению Крейзеля (Kräsel, 1943), может являться родовым. Анатомическое строение *Glossophyllum* близко к *Eretmophyllum*, но ни один вид последнего полностью не совпадает с *Glossophyllum*.

Ниже приводятся описания растений.

1. *Pseudotorellia nordenskioldii* (Nath.) Florin

Табл. I, *2—4*

1936. *Pseudotorellia nordenskioldii*, Florin, стр. 142, табл. в тексте 17.
1876. *Podozamites cuspiformis*, Heer, стр. 46, табл. IV, 8.
1897. *Feildenia nordenskioldii*, Nathorst, стр. 56, табл. 3, 16—27.

1927. *Feildenia cuspiformis*, Принада, стр. 973, табл. XLVIII, 10, 11, 13.
1944. *Feildenia nordenskioldii*, Турутанова-Кетова, стр. 83, рис. 8 в тексте.
1951. *Feildenia* sp. cf. *nordenskioldii*, Принада, табл. XIX, 8.
1959. *Pseudotorellia nordenskioldii*, Василевская, стр. 66, табл. III, 2в, табл. IV, 1б.

Тип: отпечатки листьев (Nathorst, 1897, стр. 56, табл. 3, 18) и кутикулы (Florin, 1936, стр. 142, text-tabl. 17) из нижнемеловых отложений Шпицбергена.

Материал: штуф № 183.

Описание. В коллекции из Алакуля найден единственный отпечаток этого вида с хорошо сохранившимся углистым веществом. Лист кожистый, небольшой, узколанцетный с закругленной верхушкой и черешкообразносуженным основанием (длина черешка 3 мм). С одной стороны лист несколько выпуклый, с другой — прямой или слегка вогнутый, длина его 22 мм, наибольшая ширина в верхней трети листа — 3.5 мм. Жилки дихотомируют у основания, далее в числе 7 идут почти параллельно друг другу, сближаясь в верхушке, но не сходясь в одной ее точке.

Эпидерма верхней поверхности лишена устьиц и состоит из более или менее однородных клеток, в большинстве случаев прямостенных. По краям листа они тонкие, удлиненные, слагающиеся в довольно правильные ряды. К середине — более короткие и широкие, с утолщенным одним или двумя концами, ориентированы неправильно. Величина клеток 78—113 × 12—15 μ.

На нижнем эпидермисе присутствуют устьица, а клетки такого же характера, что и на верхнем — с прямыми стенками и со слегка расширенными концами; ближе к середине листа они меньше, расширены только на одном конце. Между устьицами клетки короткие, слегка сжатые с боков, напоминая формой «бабки» — фаланги пальцев позвоночных животных. Их величина 66—14 μ. Устьица располагаются в продольные короткие неправильные ряды, они округлые, ориентированы продольно, сильно погруженные, так что замыкающие клетки не видны. Побочные клетки в числе пяти-шести, две из них полярные. Их края, обращенные в сторону устьичной щели, сильно кутинизированы и выпячены в виде сосочков таким образом, что сосочек одной клетки попадает в просвет между двумя соседними сосочками противоположных клеток, чем достигается более плотное замыкание дворика устьица.

Сравнение. Морфологические признаки алакульского растения не отличимы от строения *Pseudotorellia nordenskioldii* (Nath.) Fl. из нижнемеловых отложений Шпицбергена (Advent Bay), особенно от отпечатка, изображенного в работе Натгорста (Nathorst, 1897) на фиг. 20, описанного под названием *Feildenia nordenskioldii* Nath. В 1919 г. Натгорст перевел *F. nordenskioldii* в род *Torellia*, а в 1936 г. Р. Флорин на основе изучения эпидермального строения *T. rigida* Heer и *T. nordenskioldii* Nath. выделил новый род *Pseudotorellia* с типичным видом *Pseudotorellia nordenskioldii* (Nath.) Fl., оставив *Torellia rigida* (Heer) Fl. типичным представителем рода *Torellia*.

Для *Pseudotorellia* характерны слабоизвилистые до прямых стенки клеток; короткие, нечеткие, рыхлосложенные устьичные ряды, продольно расположенные устьица.

У Турутановой-Кетовой (1944, стр. 83, рис. 8) из среднеюрских отложений Мангышлака описан отпечаток *Feildenia nordenskioldii* Nath., совершенно тождественный алакульскому.

От *Pseudotorellia nordenskioldii* из нижнемеловых отложений Сангарского бассейна Якутии лист из Алакуля отличается меньшей величиной. Последним признаком, а также формой листовой пластинки и количеством жилок он сближается с *Feildenia cuspiformis* Heer из среднеюрских отложений Самарской Луки (Принада, 1927). А. Натгорст считал, что описанный Геером (Heer, 1876) *Podozamites cuspiformis* Heer — не что иное, как перевернутые листья *Feildenia*. Принада согласился с этим выводом Натгорста и описал отпечатки из средней юры Самарской Луки, тождественные геровским *Podozamites cuspiformis* (Heer) Pryn., как *Feildenia cuspiformis* (Heer) Pryn. Принимая во внимание большую изменчивость листьев *Pseudotorellia*, автор считает *Feildenia cuspiformis* (Heer) Fl. синонимом *Pseudotorellia nordenskioldii* (Nath.) Fl.

Отпечаток *Feildenia* sp. cf. *nordenskioldii* из Восточного Забайкалья, изображенный Принада (1951, табл. XIX, 8), по морфологическим признакам можно также отождествить с *Pseudotorellia nordenskioldii* (Nath.) Fl.

Местонахождение. Казахстан, Алакульский угленосный бассейн, верхняя часть полосчатой свиты, скв. 22, глуб. 95.5—98.7 м.

Геологическое распространение. Среднеюрские отложения Самарской Луки, Мангышлака, нижнемеловые Якутии, о. Шпицбергена.

Алакульский угленосный район — еще одна новая точка распространения этого вида.

2. *Pseudotorellia ephela* (Harris) Florin.

(Табл. I, *5, 6*; табл. II, *1—5*; табл. III, *1—5*; табл. IV, *1—5*, рис. 1)

1936. *Pseudotorellia ephela*, Florin, стр. 142.
1935. *Torellia ephela*, Harris, стр. 46, табл. 8, 7, 8, 12, 13.
1938. *Pseudotorellia ephela*, Harris, стр. 59.
1958. *Podozamites angustifolius*, Романова, стр. 146, табл. I, 5; табл. II, 4.

Тип: отпечатки листьев и кутикулы из рэт-лейасовых отложений Восточной Гренландии.

Материал: штуфы №№ 9, 43, 51, 115, 164, 194, 209, 232, 239, 246, 251, 253, 260.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛ. I, IV

Таблица I

Pseudotorellia rarinervis sp. n.

1 — целый лист с широко расставленными жилками (натур. вел., голотип, штуф 142, Алакуль).

Pseudotorellia nordenskioldii (Nath.) Fl.

2 — целый лист (натур. вел., штуф 183, Алакуль); *3* — участок эпидермы верхней и нижней поверхности того же листа, на нижней поверхности, в виде темных пятен, видны устьица (увел. 105); *4* — участок эпидермы нижней поверхности того же листа; хорошо видна форма клеток, ориентировка устьиц и бородавочки на побочных клетках устьиц (увел. 105).

Pseudotorellia ephela (Harr.) Fl.

5 — участок эпидермы нижней поверхности листа, хорошо видна своеобразная форма клеток, справа в виде темных пятен устьица (увел. 105, штуф 67, Алакуль); *6* — участок верхней эпидермы того же листа.

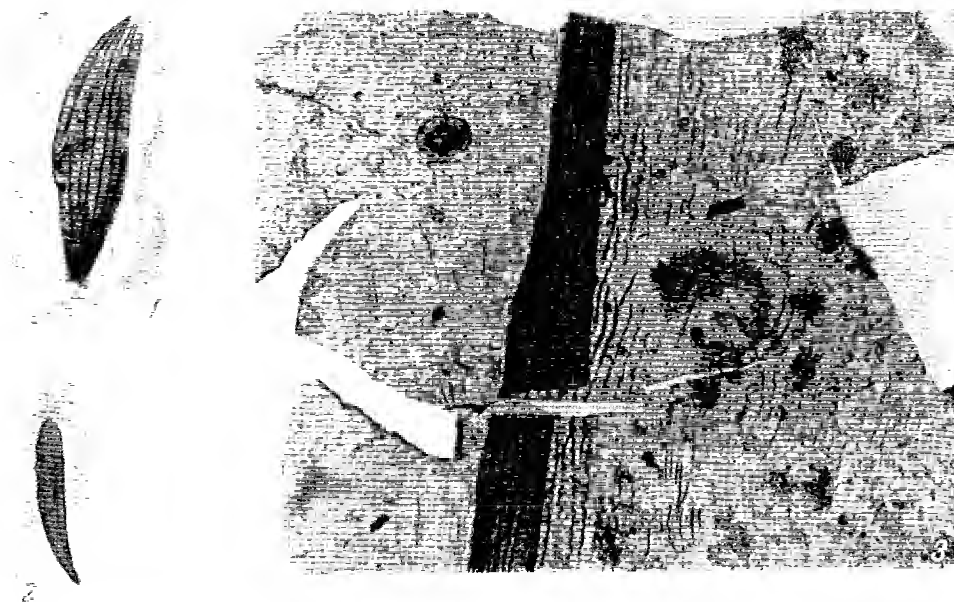
Таблица IV

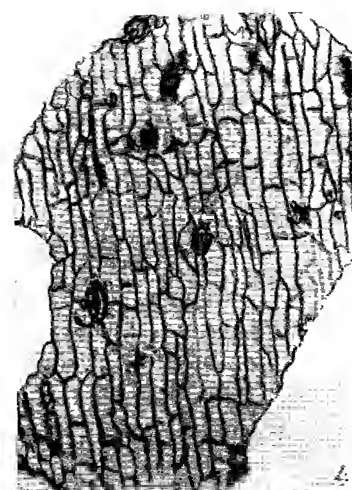
Pseudotorellia ephela (Harr.) Fl.

1 — целый лист с изогнутой верхушкой и вытянутым основанием (натур. вел., штуф 194, Алакуль); *2* — целый лист со слегка изогнутой верхушкой (натур. вел., штуф 9, Алакуль); *3* — участок эпидермы верхней поверхности того же листа с очень крупными клетками, посередине клетки проходит продольный тяж (увел. 105); *4* — участок эпидермы нижней поверхности того же листа, видны ориентировка и расположение устьиц с бородавочками на побочных клетках, крупнее клетки эпидермы; *5* — участок эпидермы верхней поверхности листа, видны сильно извилистые стенки клеток (увел. 105, штуф 239, Алакуль).

Ertmophyllum baikonuricum Orlov. sp. n.

6 — несколько почти целых листьев, видны длинные черешки и смоляные канальцы в виде маленьких точек между жилками на поверхности листьев (натур. вел., штуф 1, Байконур).







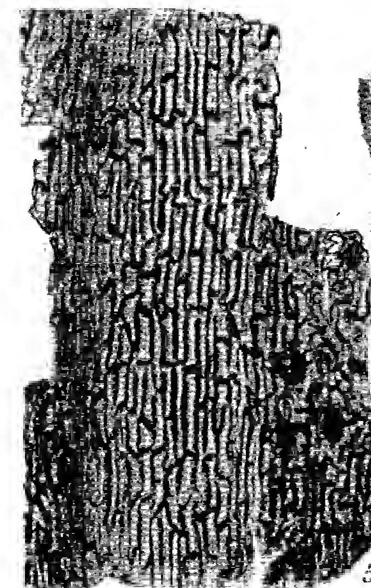


Таблица I

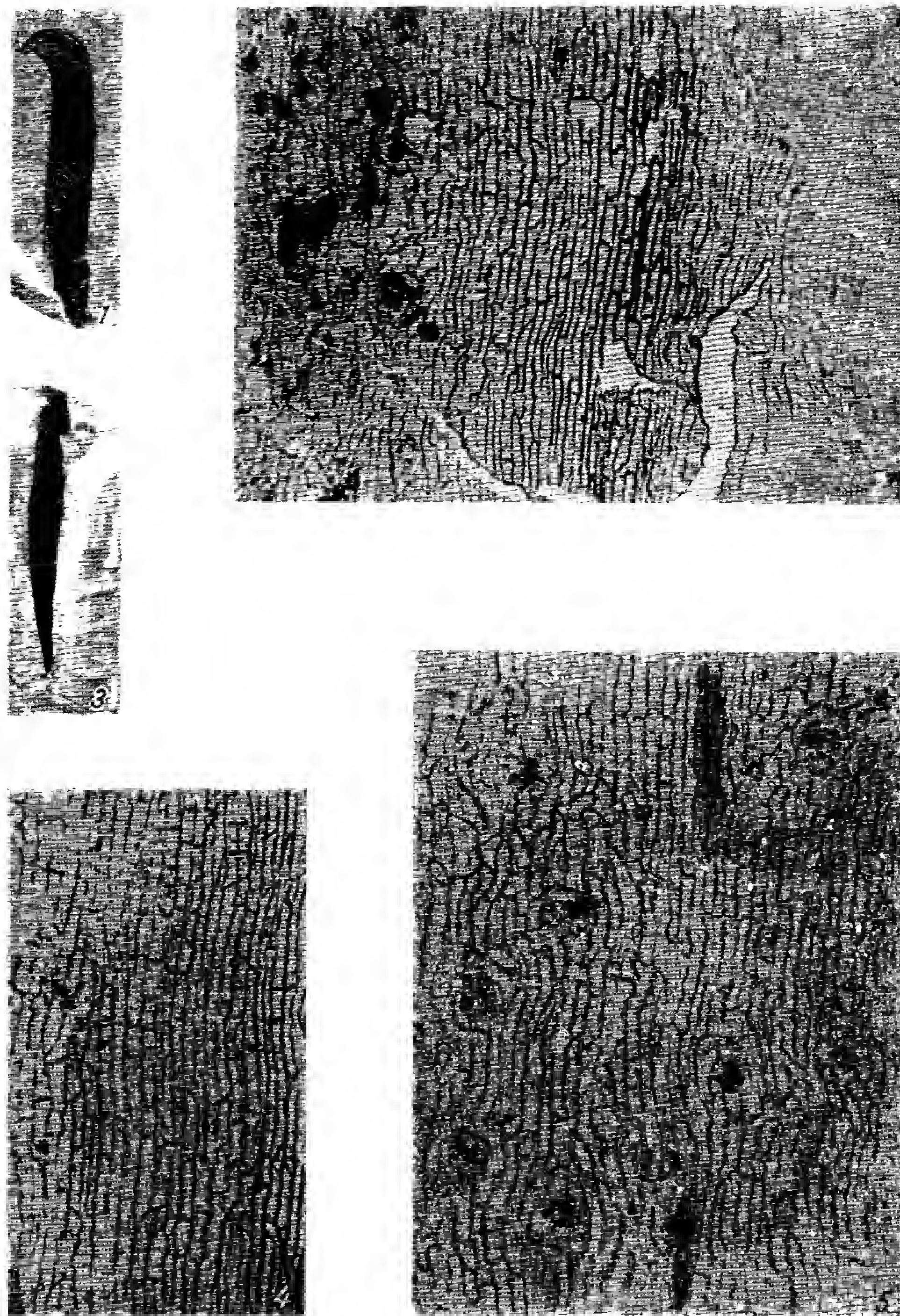


Таблица II

Pseudotorellia ephela (Harr.) Fl.

1 — верхняя часть листа с изогнутой верхушкой (натур. вел., штуф 51, Алакуль); *2* — участок эпидермы верхней и нижней поверхностей того же листа, устьица на нижней поверхности в виде темных пятен (увел. 105); *3* — нижняя часть листа, переходящая в короткий черешок (натур. вел., штуф 115, Алакуль); *4* — участок эпидермы верхней поверхности листа (увел. 105, штуф 246, Алакуль); *5* — участок эпидермы нижней поверхности листа, хорошо видны слегка извилистые стенки клеток, ориентировка и расположение устьиц, а также бородавочки на побочных клетках устьиц (увел. 105, штуф 67, Алакуль).

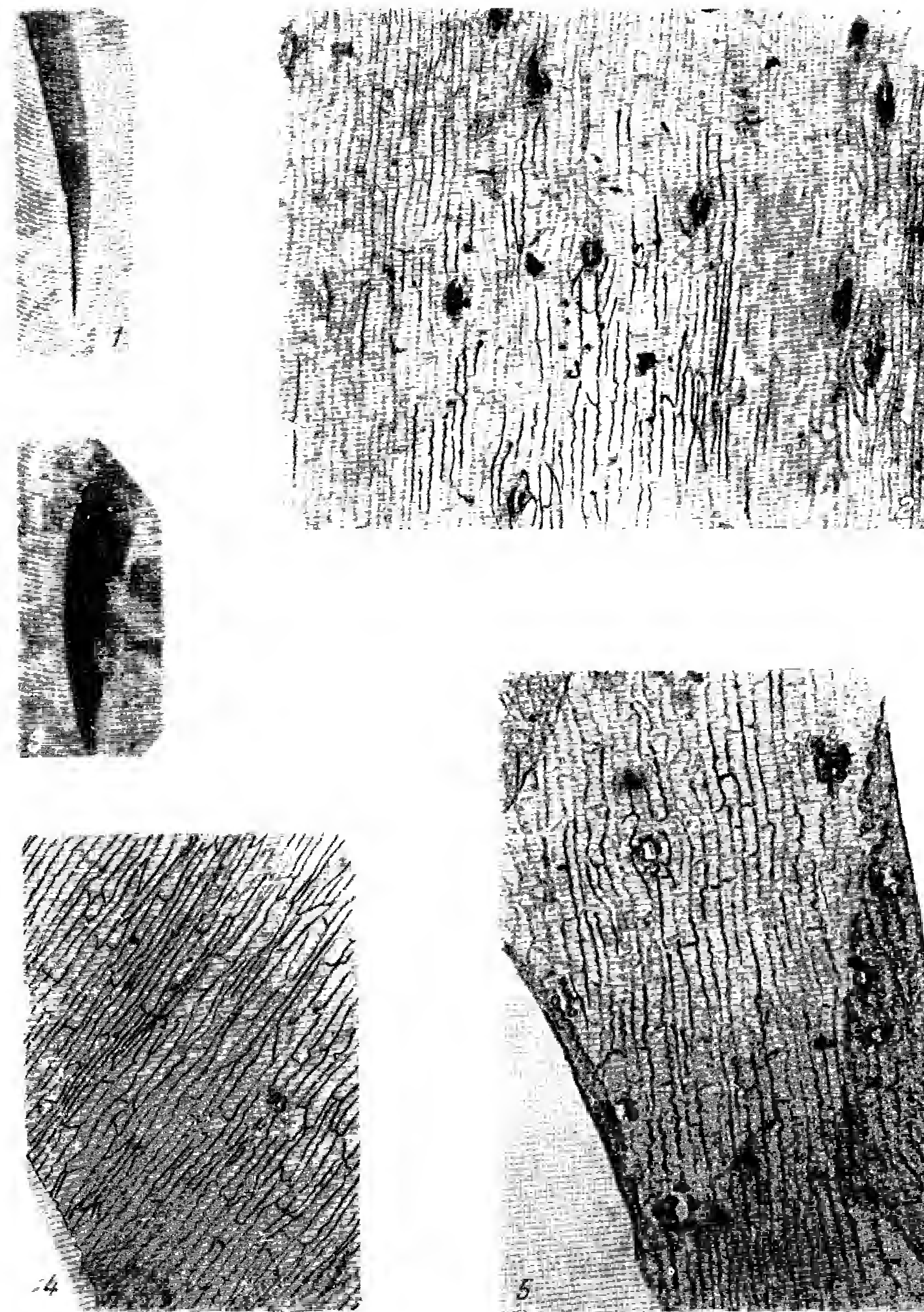


Таблица III

Pseudotorellia ephela (Harr.) Fl.

1 — нижняя часть листа (натур. вел., штуф 209, Алакуль); *2* — участок эпидермы нижней поверхности того же листа с сильно вытянутыми клетками, видны ориентировка и расположение устьиц (увел. 105); *3* — нижняя часть листа (натур. вел., штуф 43, Алакуль); *4* — участок эпидермы верхней поверхности листа (увел. 105, штуф 209, Алакуль); *5* — участок эпидермы нижней поверхности листа, видны устьица с бородавочками на побочных клетках (увел. 105, штуф 246, Алакуль).

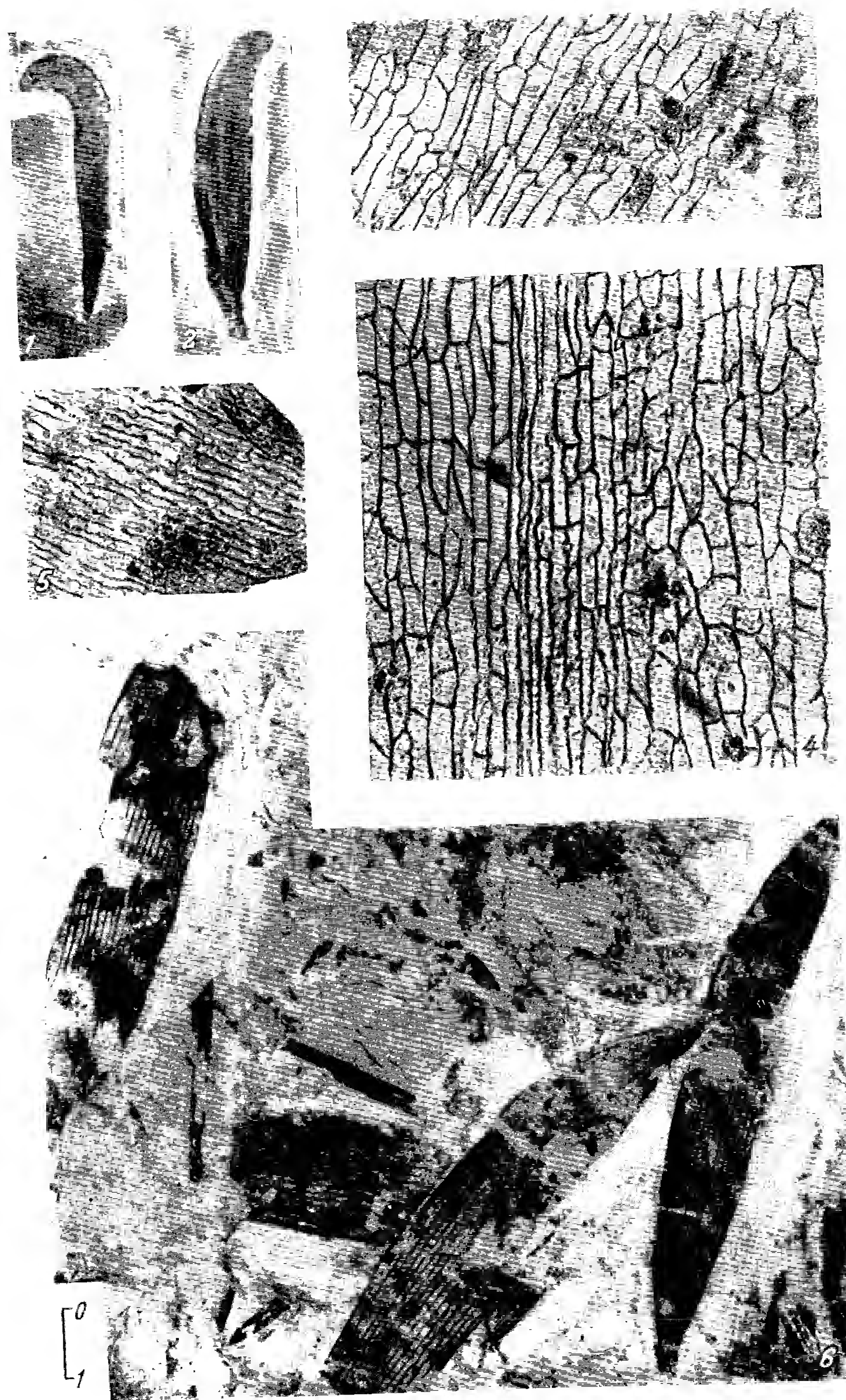


Таблица IV

Описание. Вид представлен многочисленными отпечатками листьев, в большинстве случаев с хорошо сохранившейся углистой пленкой.

Несмотря на керновый материал, большинство отпечатков представлено целыми листьями. При определении фрагментов листьев эпидермальное строение их являлось решающим.

Листья слегка асимметричные, линейные, линейно-ланцетные или обратноланцетные, серповидно изогнутые или только изогнута закругленная, реже выемчатая, верхушка. Основание пластинки суженное; у одних листовая пластинка совершенно незаметно переходит в черешок (№№ 115, 194, 204), у других такого постепенного перехода нет, и черешок явственнее отделяется от пластинки (№№ 9, 253).

Величина листьев, так же, как и форма, сильно варьируют. Наибольшие размеры имеет отпечаток на штуфе № 252 — 105×11 мм, средние — 48—65×7—9 мм; наименьшие листья — 38×5 мм. Наибольшая ширина у листьев в средней части пластинки и выше.

Жилкование типично для *Pseudotorellia*. Жилки дихотомируют в нижней части, близ основания. В верхушке они сближаются, но не сходятся в одной точке (последнее наблюдается у видов *Podozamites*). На ширину листа приходится 10—11 жилок.

Верхняя эпидерма состоит из клеток прямоугольной формы. Один или оба конца клетки расширены, в середине клетки сжаты, иногда на одном конце образуется выступ, похожий на головку бедренной кости позвоночных животных. Стенки клеток толстые, прямые, у некоторых листьев или в разных частях одного листа — слегка волнистые или с узелковыми утолщениями. Длина клеток 72—81 μ, ширина 21—15 μ. Нижняя эпидерма слагается такими же по форме клетками, только еще в большей степени напоминающими кости конечностей позвоночных, т. е. расширения на их концах сильно выражены. Стенки некоторых клеток волнисты. Устьица только на нижней стороне. Они ориентированы вдоль листа, собраны в короткие ряды, расположенные без особой закономерности. Устьица погруженные или полупогруженные. Замыкающие клетки округлой формы, длиной 45 μ. Побочных клеток 6, они небольшие, всегда с бородавочками, направленными большей частью в сторону устьичной щели, чем достигается лучшее замыкание дворика устьиц. Бородавочки окрашиваются фуксином в более темный цвет. Две побочные клетки обязательно полярные. У некоторых устьиц замыкающие клетки не сохранились. Эпидерма отпечатков на штуфе № 209 (табл. III, *2*, *4*) несколько отличается вытянутой формой клеток, а на штуфе 9 (табл. IV, *3*, *4*) большей их величиной.

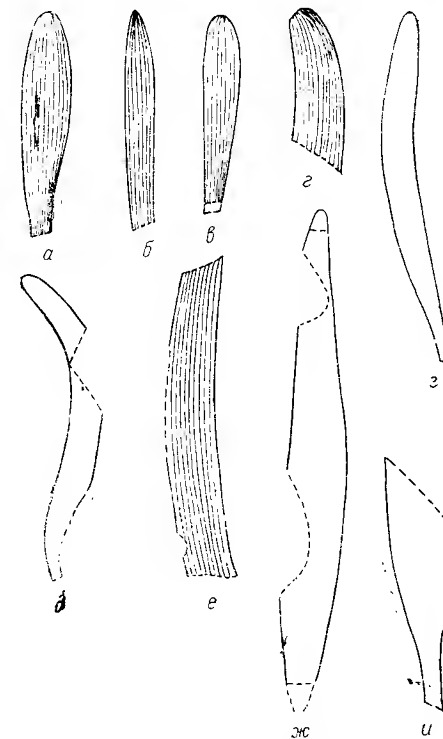


Рис. 1. *Pseudotorellia ephela* (Harr.) Fl. (2/3 натур. вел.).

а — цельный лист обратноланцетной формы, штуф 251; *б* — почти цельный лист линейно-ланцетной формы, штуф 253б; *в* — цельный лист обратноланцетной формы, штуф 246; *г* — слегка выемчатая верхушка листа; хорошо виден выход жилок, штуф 164; *д* — аналогичный изогнутый лист, штуф 253; *е* — середина крупного листа, штуф 252а; *ж* — почти цельный крупный лист, штуф 252; *з* — цельный лист линейной формы, штуф 234; *и* — основание крупного листа, штуф 253а.

Сравнение. Описанные отпечатки по морфологическим признакам и строению кутикулы близки, а некоторые (№№ 9, 234, 253) тождественны описанию и изображениям *Pseudotorellia ephela* (Harr.) Florin из рэтлейасовых отложений Гренландии, описанной ранее Гаррисом (Harris, 1935) как *Torellia ephela*. После установления Р. Флорином рода *Pseudotorellia*, *Torellia ephela* переведена им соответственно в этот последний род.

Так же как и гренландские растения, описанные нами отпечатки из Алакуля обнаруживают большую изменчивость в форме и размерах листьев. Некоторые отличия существуют и в строении эпидермы, как например у листа на штуфе № 209, эпидермальные клетки и устьица которого вытянуты. Возможно, это объясняется положением кутикулы на листе (нижняя часть). У листьев на штуфах №№ 86 и 246 клетки эпидермы имеют

ярко выраженные расширения концов с неровными стенками. Более крупные листья имеют и более крупные клетки эпидермы. Тем не менее автор статьи считает эти отклонения не выходящими за рамки вида *Pseudotorellia ephela* (Harris) Fl.

От *Pseudotorellia nordenskioldii* (Nath.) Fl., кутикула которой очень близка к кутикуле *P. ephela*, последняя отличается бóльшими размерами листовой пластинки и эпидермальных клеток, более продолговатыми листьями.

Для других видов *Pseudotorellia* кутикула неизвестна.

Отпечатки *Podozamites angustifolius* (Eichw.) Heer, описанные из нижнеюрских отложений Алакуля Э. В. Романовой (1958, стр. 146, табл. I, 5; табл. II, 4) несомненно принадлежат *Pseudotorellia ephela* (Harr.) Fl., так как совершенно тождественны отпечаткам этого вида в коллекции автора.

Местонахождение. Казахстан. Алакульский угленосный район, угленосная свита, скв. 15, глуб. 144 м, 151 м, 155.6 м; скв. 16, глуб. 55—58 м, 63—66 м; скв. 18, глуб. 15.2—17 м; скв. 19, глуб. 33—36 м, 36—40 м, 40—43 м.

Геологическое распространение. Рэт-лейасовые отложения Гренландии. Впервые этот вид отмечен в нижнеюрских отложениях Казахстана.

3. *Pseudotorellia rarinervis* Orlovskaja sp. n.

(Табл. I, *1*, рис. 2, *а*)

Голотип — ЗИН АН КазССР, штуф № 37/142, Алакульский угленосный район, нижняя юра, угленосная свита.

Диагноз. Лист обратноланцетовидный, слегка асимметричный, суженный в короткий черешок, с закругленной верхушкой. Жилки дихотомируют при основании, причем только от двух боковых в очередном порядке ответвляются в середину листа жилки, идущие параллельно друг другу и краям. Длина листа 40 мм, наибольшая ширина в средней части 11 мм.

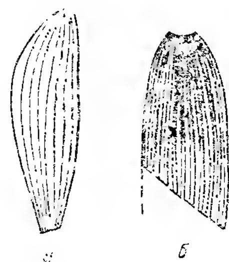


Рис. 2.

а — *Pseudotorellia rarinervis* Orlov. sp. n. ($^{4}/_{5}$ натур. вел.) Цельный лист, голотип, штуф 142; *б* — *Eretmophyllum* sp. — выемчатая верхушка листа, штуф 146.

Описание. На штуфе светло-серого аргиллита найден одиночный лист, без углистой пленки.

Лист обратноланцетовидный, слегка асимметричный (с одной стороны выпуклый, с другой — вогнутый), в основании сужен в очень короткий и широкий черешок (3 мм ширины), с закругленной верхушкой. Длина листа 40 мм, наибольшая ширина, приходящаяся на среднюю часть, — 11 мм. Жилкование ясное. От двух жилок, входящих в черешок в нижней части листа, ответвляются в очередном порядке параллельные, слегка дугообразные жилки, на всем остальном протяжении не дихотомирующие. В верхушке листа они сближены, но не сливаются между собой. На 11 мм ширины листа в средней его части приходится 7 жилок, «промежуточных» жилок нет.

Сравнение. По форме и жилкованию, согласно классификации Р. Флорина, исследованный отпечаток принадлежит гинкговым, именно роду *Pseudotorellia*. Величиной, общим очертанием листовой пластинки он близок к *Pseudotorellia pulchella* (Heer) Vassil., отличаясь более плавным сужением пластинки в короткий черешок и очень редкими жилками. Последним признаком описанный лист отличается от всех других видов *Pseudotorellia*, известных в литературе и встреченных в отложениях Алакульского бассейна.

Так как жилкование — более постоянный морфологический признак, считаем такие редкие жилки характерными для нового вида *Pseudotorellia* и даем видовое название по этому признаку.

Местонахождение. Казахстан, Алакульский угленосный район, полосчатая свита, верхняя часть, скв. 16, глуб. 8.5—10.5 м.

4. *Eretmophyllum baikonuricum* Orlovskaja sp. n.

(Табл. IV, *6*, рис. 3)

Голотип — ЗИН АН Каз. ССР, штуф № 102/1, Казахстан, Байконур, отвалы шахты, средняя юра.

Диагноз. Листья кожистые, крупные, одиночные, обратноланцетные или линейные, слегка изогнутые, постепенно суживающиеся к обоим концам. Пластинка плавно переходит в длинный широкий черешок. Верхушка листьев закругленная или слегка выемчатая. Жилки очень ясные, входят в черешок двумя пучками, дихотомически разветвляются у основания, затем идут почти параллельно краям и друг другу к верхушке, где слегка сближаются, но в верхушку выходят самостоятельно. Длина листьев вместе с черешком 110—120 мм, ширина 14—18 мм. Между жилками хорошо заметны смоляные желёзки.

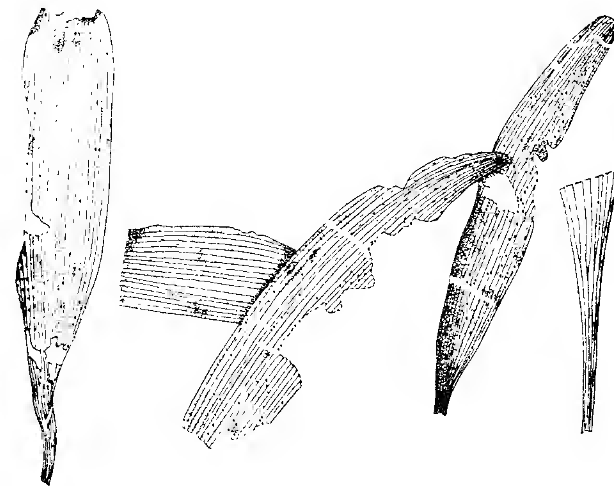


Рис. 3. *Eretmophyllum baikonuricum* Orlov. sp. n. (2/3 натур. вел.) Несколько листьев, голотип, штуф 1.

Клетки верхней поверхности прямоугольные или неправильно многоугольные, прямостенные. В местах прохождения жилок вытянутые, стенки их сильно кутинизированы; клетки между жилками полигональной формы со слегка узлистыми стенками. Папиллы отсутствуют. Устьица гаплохельные, на верхнем эпидермисе малочисленные, беспорядочно ориентированные. Побочных клеток 6, их стенки, обращенные в сторону устьичной щели, сильно кутинизированные.

Описание. В коллекции мезозойских растений из Байконура отпечатки описанного растения довольно многочисленны. Особенно хороши по сохранности скопления нескольких, почти целых листьев с хорошо сохранившимися фитолеймами.

Листья крупные, одиночные, обратноланцетные или линейные, слегка асимметричные, постепенно суживающиеся к тупозакругленной, слегка выемчатой верхушке. Листовая пластинка плавно переходит в широкий длинный черешок. Длина листьев вместе с черешком 110—120 мм, длина черешка 30—40 мм, ширина листьев в наиболее широкой средней части или выше 14—19 мм. Жилки очень ясные, в числе 13—18 на ширину листа, с интервалом в 1.5 мм. Двумя пучками они выходят из черешка, дихотомически ветвятся при основании листа, а затем параллельно друг другу и краям поднимаются в верхушку, слегка сближаются и выходят самостоятельно. Между жилками хорошо заметны веретеновидные смоляные желёзки и круглые темные пятна — скопления грибных гиф.

Сохранившаяся на отпечатках фитолейма, легко отделяющаяся от породы, дала возможность изучить эпидермальное строение только одной стороны с редкими устьицами, по-видимому, верхней как более плотной и кожистой.

Клетки эпидермиса прямоугольные, прямостенные, между жилками полигональной формы со слегка узлистыми стенками длиной 31—44 μ, шириной 30—31 μ. В местах прохождения жилок они более вытянуты (102×15 μ) и сильно кутинизированы. Никаких гиподермальных промежуточных волокон нет. Папиллы на клетках эпидермиса отсутствуют. Устьица овальной формы, очень немногочисленные, слагаются в прерывистые ряды между жилками, ориентированы беспорядочно. Побочные клетки в числе 6, с крупными папиллами. Устьица длиной 57—60 μ.

Сравнение. Описанные листья несомненно принадлежат роду *Eretmophyllum*: крупные размеры, форма листьев, тип жилкования, строение эпидермы, сходное с эпидермой *Ginkgo*, очень характерны.

Несомненное сходство казахстанские отпечатки обнаруживают с йоркширскими представителями: *Eretmophyllum pubescens* Thom. и *E. whitbiensis* Thom. (Thomas, 1913).

С первым байконурские отпечатки сближаются величиной (с крупными экземплярами вида), формой листовой пластинки, наличием смоляных железок между жилками, отсутствием промежуточных волокон, но отличаются строением кутикулы: наличием устьиц на верхнем эпидермисе, отсутствием папилл на эпидермальных клетках. У *E. pubescens* Thom. эпидерма с папиллами имеет очень характерный вид.

С *E. whitbiensis* Thom. байконурские отпечатки сближаются величиной и формой листовой пластинки, особенно же строением кутикулы. У обоих видов немногочисленные устьица присутствуют на верхнем эпидермисе, папиллы отсутствуют на эпидермальных клетках (они имеются только на побочных клетках устьиц). Стенки прямоугольных клеток над жилками очень кутинизированы. Но в то же время казахстанские отпечатки отличаются отсутствием промежуточных гиподермальных волокон, сильной кутинизацией стенок только клеток, идущих над жилками, присутствием многочисленных смоляных желёзок.

От *E. saighanense* (Sew.) Thom., найденного в Казахстане на р. Селеты, байконурские отпечатки отличаются большей величиной, наличием длинного, ясного черешка и смоляных желёзок, хотя форма и строение устьиц очень близки.

Совокупность совершенно новых признаков у описанных выше листьев позволяет описать их как представителей нового вида *Eretmophyllum baikonuricum*. Видовое название дано по месту находки.

Местонахождение. Казахстан, Байконур, отвалы шахты, средняя юра.

Eretmophyllum sp.

(Рис. 2, *б*)

Материал: штуф № 146.

Описание. На светло-желтом аргиллите сохранилась только верхняя часть крупного листа; лист был, по-видимому, линейным или ланцетным с закругленной, слегка выемчатой верхушкой, наибольшая ширина этого обрывка листа 17 мм. Жилки параллельны краям и друг другу, в верхушке сближаются и самостоятельно выходят в выемку, у верхушки их 12. Между двумя основными жилками по одной прерывистой промежуточной.

Сравнение. По форме листа описываемый отпечаток может быть сравнен только с представителями родов *Podozamites*, *Eretmophyllum* и *Pseudotorellia*. Характер жилкования — выход жилок самостоятельно в выемку верхушки — признак, типичный для *гинкговых*, что исключает принадлежность отпечатка к роду *Podozamites*. Величиной и формой сохранившейся его части (выемчатая верхушка) и характером жилкования алакульский лист тождествен представителям рода *Eretmophyllum*. От видов *Pseudotorellia* описываемый отпечаток отличается крупными размерами, большим количеством жилок.

Фрагментарность листа, отсутствие кутикулы лишает возможности установить видовую принадлежность.

Местонахождение. Казахстан, Алакульский угленосный район, угленосная свита, скв. 26, глуб. 12.50 м.

ЛИТЕРАТУРА

Брик М. И. (1952). Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна р. Илек. — Буваткин А. К. и М. И. Жаймин. (1958). Алакульский угленосный район. Изв. АН Каз. ССР, сер. геологич., 1. — Василевская Н. Д. (1959). Голосеменные растения из угленосных отложений Сангарского района (Ленский угленосный бассейн). Сб. статей по палеонтологии и биостратиграфии, 15. — Принада В. Д. (1927). О растительных остатках из мезозойских отложений Самарской Луки. Изв. Геолог. комитета, 46. — Принада В. Д. (1938). Материалы к юрской флоре Эмбенского района. Проблемы палеонтологии, IV. — Принада В. Д. (1939—1940). Определитель верхнетриасовых растений Восточного Урала. — Принада В. Д. (1941). Характеристика юрских флор Казахстана. Геология СССР, XX. — Принада В. Д. (1951). Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. Атлас. Тр. Иркутск. гос. унив., VI. 1. — Романова Э. В. (1958). К юрской флоре Алакульской впадины. Матер. по истории фауны и флоры Казахстана, II. — Турутанова-Кетова А. И. (1944). Материалы к вопросу о стратиграфии и возрасте угольного месторождения Мангыстау Казахской ССР. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 39. — Florin R. (1936). Die fossilen Ginkgophyten von Franz Josef Land. Paleontographyca. 81, B. — Harris T. M. (1938). The fossil Flora of Scoresby Sound East Greenland. 112. — Heer O. (1876). Beiträge zur Jura Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. Mem. de L'acad. imp. des Sciences de Saint-Petersbourg, XXII. — Kräsel R. (1943). Die Ginkgophyten der Trias von Lunz in Nieder-Osterreich und von neue Welt bei Basel. Palaeontographica. Band LXXXVII. — Nathorst A. G. (1897). Zur mesozoischen Flora Spitzbergens. Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl., 30.

Институт зоологии
Академии наук Казахской ССР,
г. Алма-Ата.

THE FINDS OF *PSEUDOTORELLIA* AND *ERETMOPHYLLUM* IN THE JURASSIC DEPOSITS OF KAZAKHSTAN

By E. R. Orlovskaya

SUMMARY

The finds of *Pseudotorellia* and *Eretmophyllum* from the Alakul coal-fields were studied and described in detail. New species of *Ginkgoales* have been established, viz. *Pseudotorellia rarinervis* Orlovskaja sp. n. and *Eretmophyllum baikonuricum* Orlovskaja sp. n.

A table is given for the comparison of the characters of both genera.

Х. Г. Кулиева

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КАВКАЗСКОЙ ХУРМЫ

С 4 рисунками

(Получено 27 III 1962)

Исследование хурмы проводилось нами в 1953—1956 гг. в лесах Ленкоранской группы районов, где кавказская хурма — *Diospyros lotus* L. — является дикорастущей реликтовой древесной породой. Вопреки распространенному в специальной литературе мнению о том, что большинство реликтов характеризуется однообразием своих признаков, она в достаточной мере морфологически разнообразна.

О том, что многие реликтовые растения нередко обладают заметной морфологической изменчивостью, имеются данные в соответствующей специальной литературе (Ал. А. Федоров, 1948). По нашим исследованиям, хурма в условиях ленкоранских лесов обладает заметным полиморфизмом, затрагивающим, как уже сказано выше, все или почти все ее морфологические особенности, в том числе и признаки генеративной сферы.

Для того чтобы лучше представить себе характер изменчивости хурмы, прежде всего необходимо кратко остановиться на основных морфологических ее особенностях.

Как известно из ряда работ (Неньковский, 1901; Вольф и Палибин, 1904; Медведев, 1919), хурма — дерево, достигающее 25—30 м выс. при диаметре ствола от 0.5—1 м. Ствол обычно малосуковатый в нижней части, вследствие чего крона расположена высоко и имеет более или менее правильную овальную форму; у деревьев, произрастающих в сомкнутых древостоях, форма кроны довольно сильно меняется. Кора у взрослых растений темно-серая, растрескивающаяся, трещины образуют густую сетку, разбивающую поверхность коры на довольно правильные участки; кора молодых ветвей светло-серая, более или менее гладкая. Молодые побеги зеленые или светло-коричневые, матовые. Листья цельнокрайние, продолговатоэллиптические, при основании клиновидно суженные или закругленные, к вершине заостренные. Черешки 1—1.5 см дл. Прилистников нет. Цветки актиноморфные, обычно четырехчленные, редко пятичленные, пыльниковые — в трехцветковых соцветиях, пестичные — одиночные. Чашечка четырехлопастная с острыми, внутри волосистыми, лопастями. Венчик тычиночных цветков кувшинчатый, пестичных — колокольчатый, с отвернутыми долями. Тычинок обычно 16. В пестичных цветках 8 стаминодиев. Плод — шаровидная мясистая ягода.

В этом описании почти не отражена степень изменчивости растения.

Строение листа хурмы и особенности листорасположения

Прежде всего следует отметить заметные колебания величины листовой пластинки. С целью установления пределов изменчивости этого органа растения нами были взяты листья с пестичных и тычиночных особей по 100 шт. с каждой особи. Измерение производилось отдельно для тех и других особей, находившихся в одинаковых условиях обитания. Листья были взяты с деревьев примерно 15—20-летнего возраста, с годичных побегов нижней части кроны. Результаты измерений приведены в табл. 1.

Как видно из табл. 1, пестичные растения имеют более крупную листовую пластинку, чем тычиночные, разница составляет примерно 20%, если размеры листа пестичных растений принять за 100. При известном навыке, можно довольно легко отличить на глаз мужские особи от женских по внешнему виду листвы, не прибегая к специальному рассмотрению цветущих ветвей.

ТАБЛИЦА 1

Размеры листьев у мужских и женских особей кавказской хурмы (в см)

Исследованный материал	Максимальный		Минимальный		Средний	
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
Пестичные (женские) особи	14.5	6.5	7	3.5	10.8	4.7
Тычиночные (мужские) особи	13.3	4.8	5.3	1.3	8.6	3.2

Размеры листа колеблются в пределах кроны одного и того же экземпляра, наименьшая величина пластинки свойственна верхней части кроны дерева, а наибольшая — нижней части.

Листовая пластинка хурмы заметно варьирует по форме. Если наиболее типичными следует считать продолговатоэллиптические листья, то как в пределах одного дерева, так и у различных экземпляров можно найти листья яйцевидные, яйцевидноэллиптические, широколанцетные, а также обратнояйцевидные и даже обратно-широколанцетные. Форма пластинки заметно меняется не только у различных растений, но также и в пределах кроны одного дерева. Кроме того, форма и величина листа заметно меняются на одном годичном побеге (анизофиллия).

Касаясь причин изменчивости величины листовой пластинки у хурмы, отметим, что, по-видимому, это явление следует связывать с воздействием определенных условий (затенение, интенсивность притока пластических веществ, наследственная основа особей, составляющих популяцию вида и т. п.).

Жилкование листовой пластинки хурмы состоит обычно из 7—9 параллельных боковых жилок, отходящих от главной срединной жилки под углом 50—55°.

Гораздо большая амплитуда изменчивости свойственна опушению листьев. Опушение листьев хурмы состоит из простых одноклеточных волосков, расположенных на обеих сторонах листовой пластинки, причем на верхней стороне пластинки имеются волоски двух типов: очень короткие и довольно длинные, а на нижней поверхности все волоски одинаковых размеров. Кроме того, нижняя сторона листа опушена в большей степени, чем верхняя. По характеру опушения все листья можно разделить на три следующие группы: 1) наиболее молодые листья, у которых наблюдается часто мягкопушистый покров, особенно с нижней стороны пластинки; 2) взрослые листья, у которых опушение гораздо слабее, однако оно все же сохраняется до конца жизни листа (главным образом возле жилок), особенно с нижней стороны его поверхности; 3) листья поросли и «волчков», у которых опушение, как правило, довольно слабое и состоит из редких простых волосков, сосредоточенных в основном по главной жилке.

Довольно сильно опушен также черешок листа, особенных колебаний в интенсивности опушения здесь отметить не удается.

В зависимости от условий среды величина листовой пластинки, ее консистенция, а также степень опушения меняются в значительных пределах. Растения, произрастающие в тени (под пологом леса), имеют обычно более крупную и сравнительно тонкую (бумажистую) листовую пластинку, несущую меньшее количество волосков, в то время как растения, произрастающие на открытых солнечных склонах, имеют, как правило, менее крупную и довольно кожистую листовую пластинку, часто гораздо сильнее опушенную, что придает всему листу седоватый оттенок. По данным Ан. и Ал. Федоровых (1937), аналогичное явление наблюдается у *Mespilus*

germanica L. То же самое имеет место и у *Quercus castaneifolia* C. A. M. (Ал. А. Федоров, 1949). Необходимо отметить, что молодые листья обычно опушены сильнее, особенно с нижней стороны, а у взрослых особей опушенность постепенно теряется.

Расположение листьев у хурмы характеризуется следующими особенностями. Во-первых, большая часть листьев, особенно в нижней и средней частях кроны, ориентирована (по отношению к годичному побегу) в одной плоскости (перпендикулярно к источнику света) и являет хороший пример так называемой «листовой мозаики». Во-вторых, в зависимости от того, на какой части побега листья находятся, величина их может колебаться в весьма значительных пределах, так, листья основного годичного побега всегда крупнее, чем пластинка листа боковых годичных побегов.

Число листьев колеблется в пределах от 5 до 12, причем количество листьев на одном годичном побеге находится в зависимости от длины самого побега, величина которого колеблется от 3—5 до 25 см. Чем крупнее побег, тем больше листьев он несет. Величина наиболее крупного листа на годичном побеге достигает 16.5 см, наименьшего 1.2—2 см. Как правило, при основании годичного побега находятся 2 недоразвитых листа, длина которых колеблется в пределах 1.2—2.0 см. Разницу в величине побега и, соответственно, в количестве листьев, можно объяснить условиями произрастания хурмы. При благоприятных условиях и особенно при достаточном количестве влаги в летнее время хурма способна давать наиболее крупные годичные побеги.

Строение цветка и особенности цветения хурмы

Diospyros lotus L. — типично двудомное растение, опыление которого происходит с помощью насекомых (пчел).

В условиях Талыша (а также и в среднеазиатской части своего ареала) хурма цветет со второй половины мая по 10—17 июня. При этом на низменности Талыша она отцветает в первых числах июня, т. е. несколько раньше, чем в горах; в зависимости от характера весны сроки цветения могут несколько сдвигаться. Таким образом, период цветения хурмы зависит в значительной степени от высотных пределов ее распространения, экспозиции склона, метеорологических условий и т. д., сам же процесс цветения одного дерева не превышает 15—18 дней.

Хурма цветет очень обильно. Попытка подсчитать число цветков на взрослых (20—45-летних) деревьях дает следующие цифры (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Количество цветков хурмы в зависимости от возраста дерева

Исследованный материал	15—20 лет	40—45 лет
Пестичные (женские) особи	1500—2000 шт.	2000—3000 шт.
Тычиночные (мужские) особи	4000—5000 шт.	6000—8500 шт.

Из приведенных в табл. 2 данных видно, во-первых, что общее число пестичных (плодущих) цветков на взрослом дереве хурмы выражается весьма значительной цифрой; число цветков на пестичных (женских) экземплярах хурмы примерно в 3 раза меньше, чем на особях тычиночных (мужских), причем женские особи несут на соответствующей части побега, как правило, по одному цветку, тогда как мужские — по три.

Нами было замечено, что тычиночные (мужские) экземпляры цветут более продолжительное время, чем пестичные (женские), разница составляет 3—4 дня. Это явление может быть связано со значительно большей численностью тычиночных цветков, а также и тем, что последние, будучи расположены в пазухах листьев по три, зацветают не одновременно, а с известной постепенностью, первым развивается цветок, находящийся в центре.

Строение цветков кавказской хурмы имеет ряд своеобразных особенностей. Как уже отмечалось, чашечка у пестичных и тычиночных цветков сильно варьирует как по форме, так и величине. Так, если средний диаметр



Рис. 1. Изменчивость в строении чашечки мужских цветков *Diospyros lotus* L.

чашечки пестичных цветков достигает 3.2 см, то у тычиночных цветков он не превышает 3—4 мм. Эти размеры могут сильно меняться, в результате чего чашечка, например пестичных цветков, может быть или довольно круп-

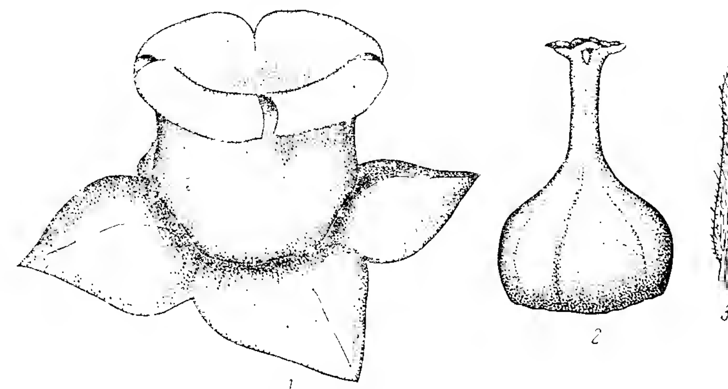


Рис. 2. Строение женского (пестичного) цветка хурмы.

1 — общий вид цветка; *2* — пестик; *3* — видоизмененная тычинка-стаминодий.

ной (до 3.2 см в диаметре) или маленькой (до 2—2.2 см в диаметре). Цветки с крупной чашечкой образуют более крупные плоды.

Для чашелистиков тычиночных цветков хурмы можно отметить явную тенденцию к срастанию, в результате чего из четырех нормальных чашелистиков два иногда остаются совершенно нормальными, а два других срастаются. В последнем случае свободными остаются лишь вершины зубцов чашечки, и она утрачивает свойственную ей симметрию (рис. 1). Нередко наблюдается противоположная тенденция, а именно число долей чашечки в ряде случаев бывает увеличенным, вместо четырех чашелистиков образуется пять, а иногда и более. Аналогичное явление, т. е. срастание долей чашечки или увеличение числа ее членов, имеет место также и у пестичных цветков.

Значительным изменениям подвержена не только величина, но и форма чашелистиков. При изучении живого материала непосредственно в природе нами отмечены модификации чашечки пестичных (плодущих) цветков.

На рисунках видно, что обычные широкотреугольные и туповатые чашелистики пестичных цветков могут быть то более острыми, то значительно более тупыми. Крайней формой является такая, у которой чашелистики становятся почти совершенно округлыми, теряя несколько приостренную верхушку. Чашечка обычно оттопырена, иногда несколько прижата к плоду и всегда сохраняет темно-зеленую окраску.

В весьма заметной степени варьирует также степень опушения чашечки. Так, среди экземпляров тычиночных цветков, собранных в лесах Талыша, были найдены такие формы *D. lotus*, у которых опушение чашечки в виде широких полос проходят от вершины зубцов до их основания. Кроме того,

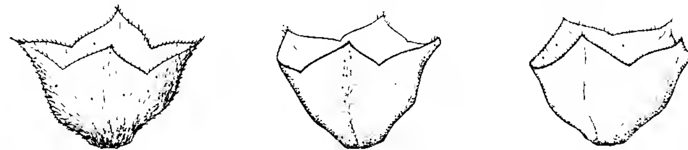


Рис. 3. Изменчивость опушения чашечки мужских цветков *Diospyros lotus* L.

найдены формы, у которых опушение чашечки состоит из беспорядочно разбросанных по всей поверхности отдельных волосков, а также имеются особи с чашечкой, лишенной каких бы то ни было волосков, за исключением вершин зубцов, где волоски выступают только лишь с внутренней стороны чашечки (рис. 3). Внутренняя сторона чашечки как у пестичных, так и

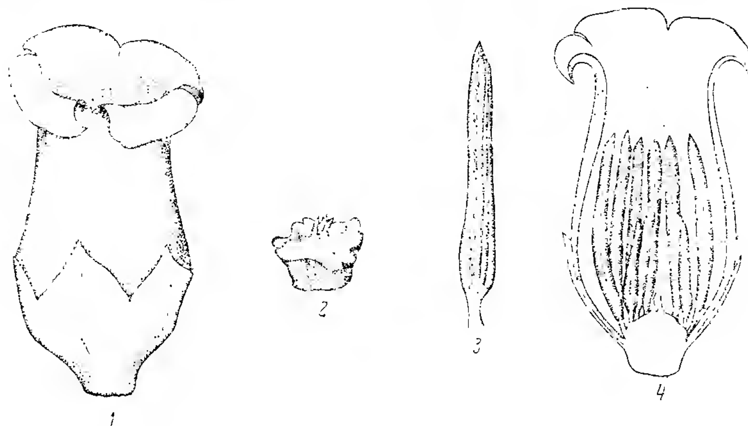


Рис. 4. Строение мужского (тычиночного) цветка хурмы.

1 — общий вид цветка; *2* — редуцированный пестик; *3* — тычинка; *4* — продольный срез цветка.

тычиночных цветков всегда чрезвычайно густо опушена. Волоски обычно простые, бесцветные, остроконечные.

Значительная изменчивость формы чашечки показывает, что эта особенность ее должна учитываться при описании и определении палеоботанических материалов, так как весьма характерная для рода *Diospyros* чашечка нередко попадается среди остатков ископаемых растений.

В строении венчика цветка хурмы особых изменений не наблюдается, и лишь в незначительной степени колеблются его окраска и величина. Венчик тычиночных цветков (рис. 4) обычно кувшинчатый, желтовато-розоватый (телесный), края лепестков почти всегда ресничато опушенные.

Из ста цветков хурмы только 22 содержали по 16 тычинок, прикрепленных к трубке венчика и расположенных в два круга: остальные цветки имели различное число тычинок, большей частью свыше 16, нередко тычинки были неодинаковых размеров.

Пыльники обычно имеют ланцетовидную форму и располагаются на очень коротких тычиночных нитях. Пыльцевые мешки открываются продольной щелью. Центральная часть пыльцевого мешка снаружи сильно опушена довольно длинными белыми волосками, наиболее сильное опушение наблюдается на стороне, обратной той, которая обращена к центру цветка. Тычинки наружного круга имеют более короткие тычиночные нити.

Пыльники обильно наполнены пыльцой,[1] имеющей желтую окраску. Пыльцевые зерна трехбороздчато-трехпоровые, в очертании (с экватора) — эллиптические, с полюса — округлые или трехлопастные; полярная ось равна 39.6 μ, экваториальный диаметр — 32 μ. Борозды длинные, узкие, щелевидно заостренные, не доходящие до полюса, бороздные мембраны покрыты зернистой скульптурой; края борозд слабоизвилистые, утолщенные, особенно в экваториальной части, утолщения прерываются у краев пор. Поры эллиптические, вытянутые в экваториальном направлении, 6.8 μ дл., 5.1 μ шир.; боковые части их покрыты верхним слоем экзины, средние части, соответствующие ширине борозды, перфорированные. Экзина трехслойная, верхний и нижний слои тонкие, средний слой значительно утолщен; текстура пятнистая, слабо заметная при иммерсии. Цвет желтый.

Сравнивая описанную пыльцу *D. lotus* с пыльцой культурной хурмы *D. kaki* (Гладкова и Самойлович, 1954) видим, что в их строении есть много общего; отличия заключаются главным образом в строении борозд, а также в размерах пыльцевых зерен. По данным А. Н. Гладковой и С. Р. Самойлович (1954), борозды *D. kaki* «неглубокие и не широкие. . . длинные, не сужаются к концу, округло (тупо) оканчиваются недалеко от полюсов». Борозды *D. lotus* L., как уже указано выше, более узкие и острые.

Пыльца *D. kaki* отличается от пыльцы *D. lotus* L. также и более крупными размерами (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Размеры пыльцы у *Diospyros kaki* и *D. lotus*

Вид	Полярная ось (в μ)			Экваториальная ось (в μ)		
	минимум	максимум	часто встречается	минимум	максимум	часто встречается
Diospyros kaki L.	42.5	60.8	46.7	36.8	50.9	46.7
D. lotus L.	36	43.2	39.6	25.2	34.2	32.4

В некоторых случаях наблюдается тенденция к превращению тычинок в стаминодии, несущие недоразвитые пыльники. Это наблюдается в особенности тогда, когда число тычинок заметно увеличивается против нормы. Стерильные тычинки — стаминодии — имеют уменьшенное количество пыльцы в пыльцевых мешках, а иногда полностью ее лишены. Это явление, наряду с той или иной степенью редукции пестика и другими особенностями цветка, представляет особый интерес для выяснения структуры предковых форм сем. *Ebenaceae* и будет рассмотрено нами ниже.

Пестичные цветки хурмы (рис. 2) имеют обычно 4-лепестный венчик, однако иногда встречаются цветки, венчик которых состоит из 3 или 5 лепестков. Венчик колокольчатый, с завернутыми внутрь краями, обычно окрашенный в розовато-кремовый цвет, причем к моменту отцветания розовая окраска несколько темнеет, приобретая бурый или фиолетово-бурый оттенок. Красящий пигмент распределяется как у тычиночных цветков и сосредоточен в верхней половине и большей частью на выпуклой (наруж-

[1] Строение пыльцевого зерна хурмы изучено, по нашей просьбе, Л. А. Куприяновой, за что приносим ей благодарность.

ной) стороне лепестков. Остальная часть венчика имеет слабую кремовую окраску. Края лепестков покрыты редкими ресничатыми волосками. Чашечка пестичных цветков, в противоположность тычиночным, гораздо крупнее венчика.

Пестичные цветки содержат редуцированные тычинки-стаминодии, число которых заметно варьирует, чаще всего их 8. Иногда стаминодии как бы расщепляются, образуя пары, при этом оба парных стаминодия располагаются друг над другом. По-видимому, здесь мы сталкиваемся с явлением, которое известно в специальной литературе под названием хоризии (расщепления). Поверхность стаминодиев сильно опушена длинными белыми волосками. Очень часто стаминодии имеют различные размеры.

Анализ показал, что по своему происхождению стаминодии — это стерильные тычинки, причем, тычинка хурмы в прошлом имела 4 камеры, о чем свидетельствуют остатки перегородок пыльцевых мешков в виде перетяжек. Иногда стерильность тычинок в стаминодии оказывается неполной и тогда внутри некоторых (обычно двух) камер образуется недоразвитая или зрелая пыльца.

Завязь имеет восемь гнезд, реже она десятигнездная. В верхней части пестика располагается столбик, разделенный на несколько, 4—8 долей. Число членов цветков хурмы (как пестичных, так и тычиночных) подвергается заметным колебаниям (табл. 4). Из данных табл. 4 видна тенденция

ТАБЛИЦА 4

Изменчивость числа частей цветка у *Diospyros lotus* L. (в % по отношению к исследованным 100 цветкам)

	Тычиночные цветки											Пестичные цветки									
	лепестки				чашелистики				тычинки			лепестки				чашелистики				стаминодии	
Количество	3	4	5	6	3	4	5	6	13	16	17—23	3	4	5	6	3	4	5	6	8	9—13
В %	2	73	23	2	1	79	17	3	1	23	76	—	82	18	—	—	91	6	3	69	31

к заметному увеличению всех частей околоцветника, андроцея и гинецея, что можно рассматривать как реверсию к анцестральному типу цветка.

Если при этом принять во внимание, что тычиночные цветки хурмы не полностью лишены элементов гинецея (в них почти всегда присутствует рудиментарный пестик), а в пестичных встречаются пыльценосные стаминодии (хотя и с рудиментарными пыльниками), то приходится признать, что двудомность хурмы несет в себе явные остаточные признаки двуполости цветка и, следовательно, однодомности растения в целом. Это в свою очередь свидетельствует, что двудомность у хурмы возникла в сравнительно недавнем прошлом и может рассматриваться в том же аспекте, как и возникновение двудомности у многих других растений. Роду *Diospyros* не чужда и однодомность. Так, Гирн (Hiern, 1873) указывает ряд видов *Diospyros* с настоящими двуполыми цветками (*D. ebenaster* Retz., произрастающий в тропической Америке и на Филиппинских островах, и другие виды).

Цветки хурмы, как пестичные, так и тычиночные, появляются на годичных побегах у основания листового черешка, мужские в трехцветковых соцветиях, женские обычно одиночные; нередко приходилось наблюдать и четырехцветковые мужские соцветия. Женские цветки сидят иногда по два, причем один из них распускается гораздо позже, когда уже произошло полное отцветание первого. Обычно из такого цветка образуется плод более мелкий, чем все остальные и, как правило, без семян; это объясняется,

по-видимому, тем, что к этому времени мужские особи отцветают и поздний цветок остается без оплодотворения.

Увеличение числа цветков в соцветиях показывает, что в прошлом для рода *Diospyros* было характерно многоцветковое соцветие, подвергшееся в процессе эволюции значительной редукции.

Перейдем к характеристике плодов *D. lotus* L. Плод хурмы представляет собой ягоду, поспевающую поздней осенью, в ноябре или в первых числах декабря. Плодоносит хурма ежегодно и весьма обильно. Соответствующими подсчетами плодов на модельных деревьях удалось установить, что взрослое дерево хурмы способно давать до 2500 шт. плодов, что свидетельствует об огромной семенной продуктивности растения.

Плоду хурмы свойственна весьма значительная амплитуда изменчивости по целому ряду признаков: отметим форму плода, его величину, окраску, скорость созревания и т. д.

Об изменчивости плодов хурмы некоторые сведения имеются в работах А. Я. Зарецкого (1934), Н. М. Мурри (1941) для Черноморского побережья. Эти авторы различают форму плода плоскую, коническую, округлую. Большинство работ, касающихся морфологии *D. lotus* L. (Вольф и Палибин, 1904, и др.), характеризуют плод хурмы как шарообразную ягоду.

Наши наблюдения, проведенные в Ленкоранских лесах, показали, что разнообразие форм плода хурмы сводится в основном к 5 типам: плоды округлые, цилиндрические, конические, сплюснутые и яйцевидные.

По строению верхушки плода можно также различать плоды с вдавленной верхушкой, с верхушкой плоской и с верхушкой выпуклой. Основание плода обычно плоское.

Сравнивая форму плодов *D. lotus* и *D. kaki*, можно констатировать известный параллелизм в изменчивости формы плода. Различаемые нами формы плода *D. lotus* установлены и у *D. kaki*. Так, например, сорта 'Гошо' и 'Фуйю' имеют сплюснутые плоды.

Величина плодов хурмы колеблется в довольно значительных пределах. Плоды некоторых деревьев могут достигать размеров крупного лесного ореха, но могут быть и значительно меньшими. Нередко на одном и том же дереве (и даже одной ветви) рядом с крупными плодами образуются плоды величиной с горошину. Последние обычно не содержат семян и развиваются партенокарпически. Развитие партенокарпических плодов имеет место как у *D. lotus*, так и у *D. kaki* (у сорта 'Хиакуме') и, вероятно, у других видов хурмы.

Окраска плодов кавказской хурмы также сильно варьирует, можно выделить светломясые и темномясые формы; одни плоды имеют коричнево-желтую окраску кожицы, другие — бурую или светло-желтую. При созревании плоды приобретают сине-черный или коричнево-бурый цвет и обычно долго сохраняют белый или сизый восковой налет, становящийся особенно заметным при сушке плодов.

Скорость созревания плодов хурмы также варьирует, как правило они созревают неодновременно, время созревания растягивается с октября по декабрь.

Число семян в плоде хурмы также сильно варьирует, иногда встречаются бессемянные формы. От 7 до 9 семян содержат наиболее крупные плоды, средние по размеру плоды дают обычно 5—6 семян.

Форма семян варьирует от полулунной до округло-яйцевидной, что типично для округлых или плоских плодов. Более узкие семена чаще всего встречаются у плодов удлиненной формы. Все переходы от полулунной до округло-яйцевидной формы можно наблюдать в пределах даже одного плода. Нередко более крупные плоды содержат заметно более плоские семена.

Окраска семян также неодинакова, встречаются семена коричневые, темно-коричневые, бурые; у незрелых плодов семена золотистые, по мере

созревания они приобретают более темную окраску. У одних плодов семена тусклые, у других они имеют блестящую, как бы лакированную поверхность.

Из всего вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

1. Изучение морфологических особенностей кавказской хурмы показало значительную изменчивость как вегетативных, так и генеративных признаков этого растения.

Таким образом, несмотря на то, что кавказская хурма является древней, реликтовой древесной породой, высокая морфологическая изменчивость указывает на ее большую жизнеспособность и подтверждает то положение, что многие реликтовые растения нередко обладают заметной морфологической изменчивостью.

2. Тенденцию к увеличению числа всех частей цветка можно рассматривать как реверсию к анцестральному типу. Двудомность хурмы — явление вторичное и возникло в недавнем прошлом, что подтверждается наличием разнополых цветков, несущих остаточные признаки двуполости.

Наблюдающееся иногда увеличение числа цветков в соцветиях свидетельствует о многоцветковости исходного типа соцветий *Diospyros*. Соцветия предков хурмы подвергались в процессе эволюции глубокой редукции.

ЛИТЕРАТУРА

Вольф Э. Л. и И. В. Палибин. (1904). Определитель деревьев и кустарников европейской России, Крыма и Кавказа по листьям и цветам. — Гладкова А. Н. и С. Р. Самойлович. (1954). Морфология пыльцы некоторых видов тропических и аридных субтропических растений. Пустыни СССР и их освоение, II. — Гроссгейм А. А. (1926). Флора Талыша. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. — Зарецкий А. Я. (1934). Японская хурма. — Медведев Я. С. (1919). Деревья и кустарники Кавказа. — Мурри Н. И. (1941). Хурма. — Пеньковский В. И. (1901). Деревья и кустарники, как разводимые, так и дикорастущие в европейской России, на Кавказе и в Сибири. — Федоров Ал. А. (1948). Материалы к эволюции некоторых представителей семейства мимозовых. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 7. — Федоров Ал. А. (1949). Каштанолистный дуб (*Quercus castaneifolia* C. A. M.) в Талыше и его использование. Тр. БИН АН СССР, сер. V, 2. — Федоровы Ан. и Ал. (1937). Мушмула Кавказа. Тр. Арм. филиала АН СССР, 2. — Hiern W. P. (1873). A monograph of *Ebenaceae*.

Институт ботаники
Академии наук
Азербайджанской ССР.

PECULIAR MORPHOLOGICAL FEATURES OF *DIOSPYROS LOTUS* L.

By H. G. Kuliyeva

SUMMARY

The increased number of flower parts observed in *Diospyros lotus* L. is regarded by the author as the reversion to the ancestral type, while the dioecia of this species is considered by her to be a secondary relatively recent acquisition, which is corroborated by the occurrence of diclinous flowers with persisting traces of monocliny.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 10

К. Р. Витко

О ТРАНСПИРАЦИИ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СУХОЙ ДУБРАВЫ ИЗ ДУБА ПУШИСТОГО В МОЛДАВИИ

С 2 рисунками

(Получено 28 I 1962)

В 1958—1960 гг. нами проводилось эколого-ценотическое изучение сухой дубравы с доминированием дуба пушистого — *Quercus pubescens* Willd. Работы осуществлялись совместно с Почвенным институтом Молдавского филиала АН СССР по следующим направлениям: изучение структуры сообщества и фитоклимата, наблюдения за фенологическим изменением сообщества, водным режимом основных видов в связи с влажностью почвы и другими экологическими факторами.

Водный режим растений в свою очередь изучался по следующим разделам: содержание воды и дефицит ее в листьях, скорость потери воды срезанными побегами, интенсивность транспирации.

В настоящей статье мы остановимся только на вопросе транспирации растениями в условиях такого своеобразного типа леса, каким являются дубравы из пушистого дуба на юге Молдавии, так называемые гырнецы. Ранее наблюдения за транспирацией у растений в данном районе и, в частности, в данном типе леса не проводились.

Гырнецы являются наиболее засухоустойчивыми лесами Молдавии и, произрастая на юге республики, играют там большую водоохранную и противоэрозионную роль. В связи с этим знание водного режима характерных для них видов приобретает практическое значение.

Наши наблюдения велись на стационарном участке, на территории Гербовецкой лесной дачи в Бендерском районе Молдавской ССР. Среднегодовое для района количество осадков 420 мм. Лес здесь представлен типичным остепненным куртинным дубняком (Высоцкий, 1913; Гейдеман, 1949; Николаева, 1955) 25—30-летнего возраста на слабооподзоленном тяжелосуглинистом черноземе, называемом И. А. Крупениковым (1959) лесным черноземом.

Куртины леса занимают приблизительно 2/3 площади, чередуясь с остепненными полянами. Размеры последних колеблются от 25 до 200 м². В древостое господствует дуб пушистый. Незначительно участие груши *Pyrus elaeagrifolia* Pall. и клена — *Acer tataricum* L. Сомкнутость крон обычно не превышает 0.5.

В кустарниковом ярусе преобладает терновник *Prunus spinosa* L., характерны также скумпия *Cotinus coggygria* Scop. и боярышник — *Crataegus monogyna* Jacq.

Растения травяного яруса покрывают всего лишь 5—10% поверхности почвы. В основном площадь занята толстым (4—5 см) слоем почти неразложившейся подстилки из листьев дуба. В травостое главную роль играют осока *Carex compacta* Lam., будра — *Glechoma hirsuta* W. et K., купена *Polygonatum latifolium* (Jacq.) Desf., спаржа *Asparagus tenuifolius* Lam., воробейник *Lithospermum purpureo-coeruleum* L. и др.

На полянах проективное покрытие растениями в среднем составляет 60—70%. Доминантами являются типчак *Festuca sulcata* Hack. и дубровник *Teucrium chamaedrys* L. Господствующую роль эти два вида приобрели под влиянием хозяйственной деятельности человека.

Более подробное описание района исследований и участка наблюдений было дано нами в другой статье (Витко, 1961).

Особенности транспирации изучались у шести характерных для гырнеца растений:

I. *Quercus pubescens* Willd. Гемиксерофит. Участие в пологе 0.9. Высота 5—6 м, местами снижается до 4—4.5 м. Диаметр стволов 4—7, редко до 10 см. Происхождение порослевое. Сильно угнетен, с большим количеством сухих веток, кора покрыта лишайниками. Плодоносящие экземпляры встречаются редко. Под наблюдением находились вегетативные экземпляры небольшой куртины.

II. *Cotinus coggygria* Scop. Гемиксерофильный кустарник. Встречается единично, но постоянно. Высота 2—2.5 м. Кущение обильное. Диаметр стволиков в среднем 2—3 см. Плодоношение хорошее и приблизительно одинаковое в течение всех трех лет наблюдений. Под наблюдением находились растения, произрастающие на восточной опушке.

III. *Prunus spinosa* L. Степной ксерофит. Основной вид подлеска и кустарниковой опушки. Обилие значительно меняется — от единично до обильно, когда он образует труднопроходимые заросли. В куртинах растения ветвятся слабо, высотою до 2—2.5 м, почти не плодоносят. На опушках и в чистых зарослях кусты более низкорослы, в среднем 1 м, сильно ветвятся, плодоношение периодически обильное (1958 г.).

Под наблюдением находились слабо плодоносящие экземпляры восточной опушки высотой 1—1.5 м.

IV. *Polygonatum latifolium* (Jacq.) Desf. Сочнокорневищный вид светлых широколиственных лесов и кустарниковых зарослей. Характерен для травяного яруса куртин. Произрастает крупными пятнами, внутри которых его обилие составляет cop.$_1$—cop.$_2$. Под наблюдением находились генеративные экземпляры высотой 30—40 см.

V. *Glechoma hirsuta* W. et K. — длиннокорневищный, с поверхностной корневой системой (корнеподстилочный) вид широколиственных лесов. Обилие под пологом, как правило, — sp., вблизи опушек возрастает. Цветение обильное, но вследствие низкой завязываемости плодов плодоносящие растения встречаются редко. Под наблюдением находились в основном вегетативные, высотой 20—25 см экземпляры, произрастающие в опушечной части куртин.

VI. *Vicia tenuifolia* Roth — тонкокорневищное растение луговых степей. Произрастает на полянах гырнеца, наиболее обилен в опушечной части. Цветение и плодоношение довольно интенсивное. Под наблюдением находились генеративные, высотой 50—60 см экземпляры, произрастающие в основном близ восточной опушки.

При определении интенсивности транспирации применялся метод быстрого взвешивания листьев Л. А. Иванова (1918) на торзионных 500-миллиграммовых весах. Наблюдения в течение всех трех лет проводились с мая по сентябрь, два раза в месяц. В день наблюдений определения осуществлялись с 8 до 20 час. (в сентябре с 10 до 19 час.) через каждые два часа. Экспозиция листьев была трехминутной, повторность шестикратной.

Параллельно в районе наблюдений отмечалась относительная влажность воздуха — через каждый час, температура воздуха — в момент определения интенсивности транспирации у каждого вида. Характеризовалась облачность и сила ветра (слабый, умеренный, сильный), исследовалась влажность почвы до глубины 150 см.[1]

При обработке материалов, в частности при вычислении средней интенсивности транспирации, использовалась методика Н. Н. Бейдеман (1956).

---

[1] В основном использованы данные Н. В. Дмитриевой. Нами определялась влажность почвы до глубины 50 см.

К материалам 1958 г., первого года наблюдений, из-за неточностей в методике мы относимся как к ориентировочным, поэтому в основу нашей статьи положены данные 1959 и 1960 гг.

По метеорологическим условиям все три года наблюдений были довольно различными. 1958 г. характеризовался поздней, сравнительно холодной весной и засухой в июле. В 1959 г. весна была теплой, но несколько засушливой, далее же условия в течение вегетационного периода мало отличались от средних многолетних. 1960 г. характеризовался влажной и прохладной первой половиной лета.

При сопоставлении графиков сезонного хода транспирации у различных видов гырнеца с изменением почвенной влажности, температуры и относительной влажности воздуха видно, что интенсивность транспирации в основном определяется запасами доступной влаги в почве (рис. 1).[1] При этом у всех видов интенсивность транспирации меняется довольно однотипно. Весной и в первую половину лета она сравнительно высока, что соответствует большому запасу доступной влаги в почве, далее в ее ходе наблюдается резкий перелом, связанный с быстрым сокращением запасов доступной влаги, и затем до конца вегетации интенсивность транспирации держится приблизительно на одном, сравнительно низком уровне. Ближе к концу периода вегетации выпадающие осадки не оказывают заметного влияния на транспирацию и на запасы доступной влаги в почве. Такой тип изменения интенсивности транспирации Н. Н. Бейдеман (1960) приводит для растений при непромывном типе водного режима почв в пустынной зоне.

В 1959 г. резкий перелом в интенсивности транспирации у растений гырнеца произошел во второй половине июня, в 1960 г. — в июле.

В течение всех трех лет наблюдений, как правило, наблюдался параллельный ход сезонной интенсивности транспирации у растений и относительной влажности воздуха. По-видимому, в отсутствие близко расположенных крупных водоемов и при засушливости местообитания относительная влажность воздуха всецело определяется расходом воды растительностью.

В 1958 и 1959 гг. сезонные «кривые» температуры и относительной влажности воздуха являлись зеркальными, а между сезонным ходом интенсивности транспирации и температурой воздуха существовала обратная зависимость. В 1960 г. температура и относительная влажность воздуха в течение сезона менялись в основном параллельно.

Сезонные изменения интенсивности транспирации у отдельных видов (табл. 1, 2).

Quercus pubescens. Во влажную первую половину вегетационного периода характерно повышение интенсивности транспирации от середины мая к июню, т. е. в период кутинизации листа. В засушливую половину вегетационного периода интенсивность транспирации у дуба держится на наиболее постоянном по сравнению с другими видами уровне. Отмечена также большая стабильность процесса транспирации по годам.

Cotinus coggygria. Максимальная интенсивность транспирации отмечена в середине мая, когда листья скумпии еще нежные и продолжается их рост. Абсолютные показатели интенсивности транспирации у скумпии довольно близки к таковым у дуба, но в засушливый период снижаются до более низкого уровня. Стабильность процесса транспирации по годам у скумпии меньше, чем у дуба.

Prunus spinosa. По сравнению с предыдущими видами обладает наиболее высокой интенсивностью транспирации. По годам значительно изменялись как абсолютные величины транспирации, так и ход сезонных «кривых».

---

[1] График вычерчен по методу, предложенному Н. Н. Бейдеман (1956).

Polygonatum latifolium. Обладает наиболее низкой среди травянистых видов интенсивностью транспирации. Во влажный период абсолютные ее показатели близки к таковым у дуба, но в засушливый период транспира-

Рис. 1. Сезонный ход интенсивности транспирации у растений сухой дубравы из дуба пушистого в Молдавии в 1959—1960 гг.

1 — *Quercus pubescens* Willd.; *2* — *Prunus spinosa* L.; *3* — *Cotinus coggygria* Scop.; *4* — *Polygonatum latifolium* (Jacq.) Desf.; *5* — *Vicia tenuifolia* Roth; *6* — *Glechoma hirsuta* W. et K.; *7* — температура воздуха (в° С); *8* — относительная влажность воздуха (в %).

ция практически отсутствует. Характерна стабильность интенсивности транспирации по годам.

Glechoma hirsuta. Наиболее чутко реагирует на условия увлажнения, что, по-видимому, связано с поверхностным расположением корневой си-

ТАБЛИЦА 1

Изменение среднедневной интенсивности транспирации (в г/г сырых листьев в час) у растений сухой дубравы из дуба пушистого в течение вегетационного периода 1959, 1960 гг.

Вид	1959 г								1960 г.							
	15 V	18 VI	30 VI	14 VII	1 VIII	16 VIII	4 IX	16 IX	18 V	8 VI	5 VII	20 VII	2 VIII	16 VIII	31 VIII	23 IX
Quercus pubescens Willd.	0,227	0,332	0,125	0,111	0,091	0,091	0,090	0,076	0,235	0,357	0,312	0,153	0,098	0,116	0,110	0,114
Cotinus coggygria Scop.	0,252	0,234	0,119	0,076	0,082	0,070	0,121	0,055	0,419	0,313	0,288	0,170	0,056	0,092	0,038	0,059
Prunus spinosa L.	0,363	0,363	0,243	0,196	0,202	0,222	0,223	0,168	0,339	0,540	0,431	0,257	0,177	0,177	0,128	0,106
Polygonatum latifolium (Jacq.) Desf.	0,234	0,234	0,090	0,047	0,033	0,043	—	—	0,268	0,150	0,174	0,151	0,041	0,050	—	—
Glechoma hirsuta W. et K.	0,357	0,333	0,186	0,087	0,142	0,090	0,084	0,090	0,300	0,221	0,213	0,170	0,097	0,172	0,023	0,112
Vicia tenuifolia Roth	0,526	0,925	0,230	0,181	0,324	—	—		0,526	0,491	0,500	0,307	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2

Сводная таблица сезонных изменений интенсивности транспирации (в г/г сырых листьев в час) у растений сухой дубравы из дуба пушистого в 1959—1960 гг.

Вид	Срок максимальной транспирации за период наблюдений		Колебания интенсивности транспирации во влажную первую половину вегетационного периода		Уровень транспирации или ее колебания в засушливую вторую половину вегетационного периода		Амплитуда сезонных колебаний интенсивности транспирации	
	1959	1960	1959	1960	1959	1960	1959	1960
Quercus pubescens Willd.	Июнь	Июнь	0,227—0,332	0,235—0,357	~0,1	~0,1	0,256	0,259
Cotinus coggygria Scop.	Май	Май	0,234—0,252	0,228—0,419	~0,1	~0,05	0,197	0,381
Prunus spinosa L.	»	Июнь	0,363	0,339—0,540	~0,2	0,106—0,177	0,195	0,434
Polygonatum latifolium (Jacq.) Desf.	»	Май	0,234	0,150—0,268	~0,05	~0,05	0,201	0,227
Glechoma hirsuta W. et K.	»	»	0,333—0,357	0,170—0,300	~0,1	0,023—0,172	0,273	0,277
Vicia tenuifolia Roth	Июнь	»	0,526—0,925	0,491—0,526	0,181—0,324	0,307	0,744	0,219

ТАБЛИЦА 3

Часы дневных подъемов интенсивности транспирации, максимальной температуры и минимальной относительной влажности воздуха в условиях сухой дубравы из дуба пушистого в 1959—1960 гг.

Вид	Максимумы[1]	1959: 15 V	18 VI	30 VI	14 VII	4 VIII	16 VIII	4 IX	16 IX	1960: 18 V	8 VI	5 VII	20 VII	16 VIII	31 VIII	23 IX
Quercus pubescens Willd.	1	16–17	16–17	13–14	8–9	8–9	12–13	12–13	10–11	12–13	12–13	14–15	10–11	10–11	10–11	12–13
	2	12–13	12–13	18–19	16–17	18–19	18–19	16–17	16–17	—	—	—		—	16–17	
Cotinus coggygria Scop.	1	10–11	10–11	12–13	16–17	16–17	8–9	12–13	12–13	12–13	16–17	16–17	18–19	10–11	10–11	12–13
	2	14–15	16–17	8–9	12–13		18–19		—	—	10–11	10–11	8–9	14–15	16–17	—
	3		—				—	—	—				14–15	18–19	—	—
Prunus spinosa L.	1	12–13	10–11	8–9	8–9	8–9	12–13	12–13	12–13	10–11	12–13	14–15	10–11	14–15	12–13	14–15
	2		16–17	18–19	14–15	12–13		16–17	—	16–17			18–19	—	16–17	8–9
	3			12–13	—	18–19		—	—		—			—		—
Polygonatum latifolium (Jacq.) Desf.	1	13–14	13–14	9–10	17–18	17–18	13–14			13–14	17–18	13–14	11–12	17–18		—
	2		—	13–14	9–10		9–10			—	13–14	—			—	—
Glechoma hirsuta W. et K.	1	13–14	11–12	11–12	15–16	15–16	15–16	13–14	17–18	11–12	11–12	13–14	11–12	13–14	9–10	11–12
	2	—		—	—	—		—	11–12	—	—	—	17–18	—	17–18	17–18
Vicia tenuifolia Roth.	1	17–18	15–16	17–18	13–14	13–14	—	—	—	15–16	15–16	11–12	13–14	—	—	—
	2	11–12		13–14	—	—				—	11–12	17–18	19–20			—
Часы максимальной температуры воздуха		15	16	16	16	16	16	16	15–17	14	15	14	17	14–15	16–17	14–15
Часы минимальной относительной влажности воздуха		14	14	15	12	16	14–16	16	16	15	15	18	17	14	18	12

[1] Дневные максимумы интенсивности транспирации расположены сверху вниз по убывающей величине.

стемы. Особенно заметно интенсивность транспирации изменялась во вторую половину вегетационного периода 1960 г., усиление транспирации наблюдалось 16 августа и 23 сентября, тогда как из числа остальных видов только у скумпии и терновника были отмечены слабые подъемы транспирации 16 августа. Характер кривых транспирации у будры и абсолютные величины ее по годам значительно изменялись.

Vicia tenuifolia. Наиболее интенсивно транспирирующий вид. В 1959 г. транспирация к середине июня резко возросла, хотя влажность почвы снизилась, а температура оставалась почти на уровне майской. В результате перелом в интенсивности транспирации у этого вида был выражен особенно ясно. В 1960 г. транспирация с мая по июль, т. е. почти до конца вегетации, держалась приблизительно на одном уровне. Таким образом, у вики тонколистной транспирационный процесс по годам наименее устойчив.

Дневной ход транспирации у растений гырнеца в первую и вторую половину вегетации был различен. В мае—июне, когда транспирация более интенсивна, дневной ее ход приближался по форме к параболе, при этом четко вырисовывались подъемы и снижения (рис. 2). В более засушливом 1959 г., как правило, наблюдалось 2—3 дневных подъема, а в более влажной первой половине лета 1960 г. — 1—2 подъема. Только у будры обычно отмечался один максимум. Наиболее часто интенсивность транспирации возрастала в 12—14 (полуденные подъемы) и в 15—17 (послеполуденные подъемы) часов (табл. 3).

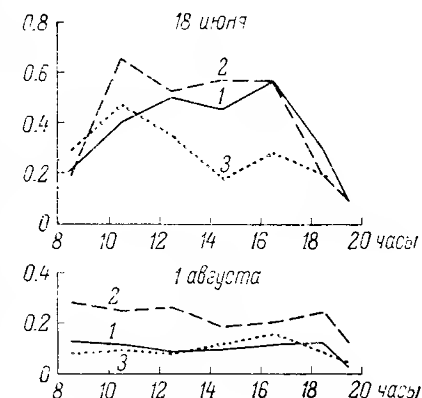


Рис. 2. Изменение типа дневного хода интенсивности транспирации у растений сухой дубравы из дуба пушистого в течение сезона вегетации (1959 г.).

1 — *Quercus pubescens* Willd.; 2 — *Prunus spinosa* L.; 3 — *Cotinus coggygria* Scop.

В засушливую вторую половину вегетационного периода транспирация у растений в течение дня держалась приблизительно на одном сравнительно низком уровне. Повышения ее были очень неясные и обычно приходились на утренние (8—11) и вечерние (17—20) часы (рис. 2). Наиболее четко перемещение максимумов транспирации в засушливый период на утренние и вечерние часы наблюдалось в 1959 г., особенно хорошо этот процесс виден у дуба (табл. 3).

Четкого соответствия между дневным ходом транспирации и изменением метеорологических факторов в гырнеце, как правило, не наблюдалось, что вообще уже было отмечено для районов с низким содержанием доступной влаги в почве (Цельникер и др., 1955; Гулидова, 1955).

Температура воздуха в гырнеце наиболее быстро возрастает до 11 часов и достигает максимума в послеполуденные часы. В 1959 г. максимум температуры чаще всего приходился на 16 часов, в 1960 г. на 14—15 часов (табл. 3).

Относительная влажность воздуха наиболее быстро падает до 10—11, реже быстрое падение влажности продолжается до 12 часов. Минимумы относительной влажности воздуха чаще всего наблюдались в 14—15 часов, в 1960 г. они иногда смещались на 17—18 часов; в 1959 г. такие поздние минимумы отсутствовали.

Относительно приуроченности подъемов интенсивности транспирации к метеорологическим факторам можно отметить следующее. В 1959 г. послеполуденные максимумы, как правило, совпадали с наиболее высокой температурой воздуха. В 1960 г. отмечена связь между транспирацией и температурой воздуха в дополуденные часы (и температура, и интенсивность

ТАБЛИЦА 4

Приурочонность дневных максимумов интенсивности транспирации у растений сухой дубравы из дуба пушистого к относительной влажности воздуха (в процентах от количества дней наблюдений)

Относительная влажность воздуха (в %):	1958				1959				1960				Средние за 1958–1960			
	<40	40—50	50—60	>60	<40	40—50	50—60	>60	<40	40—50	50—60	>60	<40	40—50	50—60	>60
Quercus pubescens Willd.	—	83	17	—	13	50	25	12	13	29	29	29	9	53	24	14
Cotinus coggygria Scop.	33	33	17	17	50	13	25	12	14	58	14	14	33	33	19	15
Prunus spinosa L.	17	66	—	17	13	25	25	37	29	—	42	29	18	29	24	29
Polygonatum latifolium (Jacq.) Desf.	—	—	—	—	33	34	33	—	20	40	20	20	27	37	27	9
Glechoma hirsuta W. et K.	—	—	—	—	63	12	25	—	43	—	43	14	53	7	33	7
Vicia tenuifolia Roth	40	40	—	20	60	40	—	—	50	25	—	25	50	36	—	14

транспирации к 11—12 часам быстро возрастали). Однако связь послеполуденных максимумов с температурой в этом году достаточно ясно не проявлялась.

Максимальная в течение дня интенсивность транспирации у растений гырнеца обычно наблюдается при относительной влажности воздуха ниже 50%: у дуба — при 40—50%, у вики тонколистной и будры волосистой — ниже 40% (табл. 4).

Однако нередки максимумы интенсивности транспирации (особенно в засушливый период) и при высокой относительной влажности воздуха, так, например, 1 августа 1959 г. максимум транспирации у дуба был отмечен при относительной влажности воздуха 82%, а 31 августа 1960 г. у будры волосистой при 85%.

Выводы

1. Изменение интенсивности транспирации в течение вегетационного периода у растений сухой дубравы из пушистого дуба в Молдавии в большей степени определяется запасами доступной влаги в почве, чем метеорологическими факторами.

2. В сезонном ходе транспирации у растений четко различаются два периода: сравнительно высокой (до июня—июля) и низкой ее интенсивности, между которыми существует резкий перелом. После перелома (с июля по сентябрь) у большинства видов транспирация устанавливается на довольно постоянном уровне.

3. По величине и устойчивости транспирации выделяются растения двух типов: виды с более низкой, но более постоянной в засушливый период и более устойчивой по годам транспирацией, в основном имеющие средиземноморское происхождение (дуб, скумпия, купена широколистная) и виды с более высокой, но менее устойчивой транспирацией, имеющие бореальное происхождение (терновник, вика тонколистная).

4. В дневном ходе транспирации у растений часто наблюдаются 3—2 подъема. В первую более влажную половину вегетации подъемы транспирации обычно приходятся на полуденные и послеполуденные часы, в засушливый период они смещаются на утренние и вечерние часы.

5. Зависимость дневного хода интенсивности транспирации от метеорологических факторов довольно слабая.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. (1956). К методике изучения водного режима растений. Бот. журн., 3. — Бейдеман И. Н. (1960). Ритм сезонного хода интенсивности транспирации растений при разных типах водного режима почв в различных климатических условиях. Бот. журн., 8. — Витко К. Р. (1961). Динамика содержания воды в листьях некоторых травянистых растений сухой дубравы из пушистого дуба. Изв. Молдавск. ФАН СССР, 1. — Высоцкий Г. Н. (1913). О дубравах европейской части России и их областях. Лесн. журн., 43, 1—2. — Гейдеман Т. С. (1952). Ксероморфные дубравы «гырнецы» южной части Молдавской ССР. Уч. зап. Молдавск. базы АН СССР, 2. — Гулидова И. В. (1955). О транспирации древесных и кустарниковых пород в подзоне южных черноземов. Тр. Инст. леса, 27. — Иванов Л. А. (1918). О методе определения испарения растений в естественных условиях произрастания. Лесн. журн., 148, 1—2. — Крупеников И. А. (1959). Лесные черноземы как особый вид почв черноземного типа. Тр. Почв. инст. Молдавск. ФАН СССР, 1. — Николаева Л. П. (1955). Дубравы из пушистого дуба (гырнецы) Молдавской ССР. Автореф. диссерт. Кишинев. — Цельникер Ю. Л., И. А. Хлебникова и М. И. Маркова. (1955). Транспирация молодых древесных растений в условиях Прикаспийской низменности. Тр. Инст. леса, 27.

Ботанический сад
Академии наук Молдавской ССР,
г. Кишинев.

ON THE TRANSPIRATION OF PLANTS UNDER THE CONDITIONS OF AN ASSOCIATION OF *QUERCUS PUBESCENS* WILLD. ON A DRY SITE IN MOLDAVIA

By K. R. Vitko

SUMMARY

The transpiration rate of six species of plants was studied during three vegetative periods. Two types of transpiration are distinguished: in the plants of Mediterranean origin the rate of transpiration was lower, but more constant during the periods of drought and less variable from year to year; in the boreal species the transpiration rate was higher, but less stable.

The rate of transpiration of the species studied was to a greater extent determined by the reserve of the available soil moisture than by the meteorological factors.

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

Р. Н. Золотов

О ВОЗМОЖНОСТИ СОЗДАНИЯ НАСАЖДЕНИЙ С ПРЕОБЛАДАНИЕМ БАРХАТА АМУРСКОГО В АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

С 3 рисунками

(Получено 25 XI 1960)

В Амурской области бархат (*Phellodendron amurense* Rupr.) распространен в основном в юго-восточной ее части на территории Архаринского и Бурейского лесхозов, и лишь в незначительном количестве он встречается в поймах и на островах рек Амура, Зеи и Селемджи.

Деревья бархата, годные к эксплуатации (16 и более см на высоте груди) в области обычно встречаются единично в насаждениях с преобладанием ильма (*Ulmus propinquus* Koidz.), ясеня (*Fraxinus manshurica* Rupr.), кедра (*Pinus koraiensis* S. et Z.), березы (*Betula platyphylla* Suk.), липы (*Tilia amurensis* Kom.), тополя (*Populus suaveolens* Fisch.) и других древесных пород. По данным лесоустройства, бархат эксплуатационных размеров в двух указанных лесхозах произрастает на площади 53 тыс. га. Из них на площади 40 тыс. га концентрация стволов бархата на 1 га находится в пределах одного—трех стволов, на площади 8 тыс. га колеблется от трех до шести стволов и лишь на площади 5 тыс. га концентрация достигает семи и более стволов бархата на 1 га. В условиях Амурской области до настоящего времени не было отмечено насаждений с долей участия бархата в составе свыше трех экземпляров на 1 га.

Такое незначительное участие бархата в составе насаждений можно объяснить плохим возобновлением его под пологом сомкнутых насаждений и малой устойчивостью молодого бархата в борьбе со своими конкурентами за свет, влагу, питательные вещества и пространство на вырубках. Бархат обычно отстает в росте от быстро растущих и менее требовательных древесных пород, таких, как ильм, ясень, береза, тополь, которые сильно его угнетают и приводят к массовому отпаду. В результате к возрасту 15—25 лет бархат в насаждениях совершенно отсутствует, или в лучшем случае остаются единичные его стволы и куртины.

Вследствие незначительного количества эксплуатационного бархата в насаждениях области операции по заготовке его коры требуют значительных затрат средств и труда. Поэтому изыскание путей создания насаждений с преобладанием бархата на базе естественных молодняков или лесных культур заслуживает всяческого внимания.

Опыта создания насаждений с преобладанием бархата в области почти не имеется. Лесхозы при создании культур бархата совершенно произвольно выбирают схемы смешения, в которых на долю бархата приходится от 25 до 100%.

Поэтому представляет большой практический и теоретический интерес выявленное нами в 1958 г. на о. Доминканском на р. Бурее насаждение площадью 13.9 га, где участие бархата в возрасте 40 лет по запасу составляет 7 единиц (рис. 1). На отдельных площадях данного участка бархат по запасу превышает 8 единиц, при запасе насаждения 155 м³/га. Запас пробки со стволов бархата на 1 га в данном насаждении достигает 13.84 м³ или 2.4 т с 1 га. Концентрация стволов в насаждении составляет 658 стволов на 1 га, в том числе стволов бархата эксплуатационных размеров — 444. Средняя площадь питания одного дерева в насаждении равна 10 м², средняя производительность насаждения равна 3.7 м³ в год на 1 га. Пробки бархата на 1 га нарастает в среднем 0.33 м³ или 56 кг в 1 год.

Образование насаждения с таким большим участием бархата в северо-западной части ареала его распространения можно объяснить в основном



Рис. 1. Насаждение с преобладанием бархата амурского. *На переднем плане* — ствол бархата, сломленный на месте, поврежденном сердцевинной гнилью. 29 VI 1959.

воздействием человека. Данное насаждение образовалось на месте сплошной рубки, произведенной в период с 1917 по 1922 г., при которой создались условия для появления и развития всходов и развития имевшегося подроста различных древесных пород, в том числе и бархата. Постепенно (в период с 1936 по 1941 г.) жителями близлежащих сел были вырублены на строительство и отопление ильм горный (*Ulmus montana* Wither. var. *heterophylla* Max.) и долинный (*U. propinquus* Koidz.), ясень манчжурский (*Fraxinus manshurica* Rupr.) и тополь (*Populus suaveolens* Fisch.), которые отличаются прямоствольностью и лучшим ростом по сравнению с бархатом.

Данные бессистемные рубки явились подобием рубок ухода и способствовали сохранению и формированию бархата. Наряду с указанными породами в период рубки был частично вырублен и бархат, о чем говорит наличие второго сильно угнетенного поколения бархата порослевого происхождения в возрасте 18—23 лет, находящегося под пологом бархата первого поколения с полнотой 0.6. Помимо рубок, относительно успешному росту и развитию бархата в данных условиях способствовали следующие природные факторы:

1) отепляющее действие р. Буреи зимой; 2) повышенная влажность воздуха в период вегетации и особенно в засушливые месяцы, май и июнь,

т. е. в период наиболее интенсивного роста древесных пород; 3) относительное богатство наносных почв при хорошей их дренированности.

Рельеф острова релочный. Почвы в насаждении с преобладанием бархата слоисто-аллювиальные, средне гумусированные, слабо оподзоленные, подостланные песчаными и галечными наносами.

Полевая влагопроницаемость почв колеблется от 0.17 $см^3/см^2/сек.$ до 0.03 $см^3/см^2/сек.$ Величина pH в перегнойном горизонте равняется 5.5 и на глубине 110 см составляет 4.5, убывая равномерно с глубиной. В перегнойном горизонте по механическому составу преобладает пыль — до 69.74%, песка приходится 28.52% и 1.74% глины. С глубины 16 см содержание песка резко возрастает от 51.28% до 62.81 на глубине 75—80 см. Содержание гумуса в перегнойном горизонте достигает 7% и снижается до 1.5% на глубине 75—80 см. Большое содержание в почве фосфора (P_2O_5), которого до 50 см глубины содержится 25 мг на 100 г почвенной навески, и на глубине 80 см содержание фосфора убывает до 7.5 мг%. Содержание калия (K_2O) колеблется от 31.6 мг на 100 г почвы до 4.8 мг. Азота в процентном отношении к гумусу в перегнойном горизонте содержится 0.35%, на глубине с 18 см и ниже содержание азота колеблется от 0.15 до 0.018%.

Видовой состав древесных пород, входящих в состав насаждения, достаточно разнообразный. Об этом можно судить по пробе, заложенной в 1959 г. на площади 0.5 га, где процентное участие древесных пород по запасу может быть представлено в следующем виде: бархата амурского (*Phellodendron amurense* Rupr.) 80%, ильма долинного (*Ulmus propinquus* Koidz.) и ильма горного (*U. montana* Wither.) 9.1%, ясеня манчжурского (*Fraxinus manshurica* Rupr.) 3.1%, ивы козьей (*Salix caprea* L.) 2.6%, черемухи азиатской (*Padus asiatica* Kom.) 4.8%; на долю ореха манчжурского (*Juglans manshurica* Max.), сирени амурской (*Ligustrina amurensis* Rupr.), клена Гиннала (*Acer ginnala* Max.), яблони сибирской или Палласовой (*Malus pallasiana* Juz.), крушины даурской (*Rhamnus dahuricus* Pall.), березы плосколистной (*Betula platyphylla* Suk.), ольхи (*Alnus hirsuta* Turcz.), встречающихся единично, 0.4%.

Таксационные показатели бархата одного и того же возраста в насаждении характеризуют объемные таблицы, составленные на основании обработки модельных деревьев бархата на пробной площади, взятых на анализ по двухсантиметровым ступеням толщины на высоте груди (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Объемные таблицы для исчисления количества древесины и пробки бархата амурского

Диаметр на высоте груди (в см)	Высота (в м)	Объем (в дм³)	В том числе объем в кубических дециметрах							Вес пробки (в кг)	
			древесины	луба	объем пробки						
					со всего ствола	с двухметровых отрубков на высоте от . . . до . . . (в м)				со всего ствола	с отрубка на высоте 0.3—2.3 м
						0.3—2.3	2.3—4.3	4.3—6.3	6.3—8.3		
10	11.0	46	36.5	3.2	6.2	2.4	1.3	0.6	0.3	1.05	0.41
12	13.1	78	62.7	5.6	9.7	3.2	2.0	1.3	0.8	1.65	0.55
14	14.8	112	91.8	8.0	12.2	4.0	2.8	2.0	1.4	2.08	0.68
16	15.4	150	122.2	11.0	16.8	4.8	3.6	2.7	2.0	2.86	0.81
18	15.9	188	152.8	14.4	20.8	5.8	4.4	3.5	2.6	3.54	0.99
20	16.3	228	185.0	18.0	25.0	6.9	5.2	4.3	3.2	4.25	1.17
22	16.7	273	221.2	21.8	30.0	8.1	6.0	5.1	3.9	5.10	1.37
24	17.1	322	261.2	25.8	35.0	9.5	7.0	6.0	4.6	5.95	1.61
26	17.4	375	303.8	30.2	41.0	11.2	8.0	6.9	5.2	6.98	1.88
28	17.7	430	347.2	35.0	47.0	13.0	9.1	8.0	5.9	8.13	2.21
30	18.0	488	394.0	40.0	54.0	16.0	10.4	9.2	6.6	9.20	2.72
32	18.3	552	444.4	45.4	62.1	20.3	12.0	10.5	7.2	10.52	3.46

Данные табл. 1 были применены для исчисления запаса пробки и древесины на пробной площади. Как видно из таблицы, колебания массы древесины и пробки у бархата одного возраста достигают больших величин, имеют место превышения более чем в 10 раз. Видовые числа стволов бархата колеблются от 0.535 у бархата диаметром 10 см на высоте груди и до 0.376 у бархата диаметром 32 см. Содержание пробки в процентах по объему к общему объему ствола колеблется от 13 до 11%, уменьшаясь с увеличением размеров дерева. Основная масса пробки у бархата содержится в нижней части ствола; масса пробки в 2-метровом отрубе на высоте 0.3—2.3 м от земли для деревьев данного возраста составляет от 27 до 39% всей массы пробки.

Вес пробки в табл. 1 указан при средней влажности 6.5%. Средний объемный вес пробки равен 0.17 $г/см^3$ с колебаниями от 0.14 $г/см^3$ до 0.20 $г/см^3$. Содержание луба с бархата по объему колеблется от 6.5 до 8.2%, возрастая с увеличением его размера. Ход роста бархата первого и второго поколения по классам роста характеризует следующая таблица, составленная на основании анализа стволов бархата.

Данные табл. 2 (усредненные) характеризуют ход роста бархата в насаждении. В числе проанализированных стволов: 5 стволов бархата I класса роста, 3 ствола II класса, 5 стволов III класса, 2 ствола IV класса роста и 8 стволов второго поколения. Как видно из табл. 2, бархат высших классов отличается лучшим ростом как по высоте, так и по диаметру во все возрастные периоды.

Кульминация текущего прироста по диаметру барха-

ТАБЛИЦА 2

Ход роста деревьев бархата амурского

Возраст (лет)	Ход роста по классам роста (средний возраст 42 года)												Ход роста деревьев II поколения (средний возраст 20 лет)		
	по диаметру древесины на высоте груди (в см)				по высоте (в м)				по объему древесины (в дм³)						
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	диаметр (в см)	высота (в м)	объем (в дм³)
5	0.54	—	—	—	1.84	1.2	1.2	0.95	0.15	0.05	0.05	0.04	0.77	2.17	0.2
10	2.66	1.86	1.2	1.1	4.5	3.1	2.8	2.2	1.82	0.85	0.43	0.35	2.04	3.6	1.1
15	5.6	4.3	3.0	2.3	6.95	5.4	4.8	4.3	8.2	4.8	2.1	1.6	2.79	5.6	2.96
20	8.5	6.4	4.8	3.9	9.2	7.5	7.1	6.5	28.5	13.5	6.9	5.2	3.5	6.9	7.6
25	12.9	8.9	6.6	5.8	11.6	9.6	10.2	8.5	73.8	32.7	16.3	11.1	—		—
30	17.3	11.5	8.3	7.0	13.8	12.5	11.8	10.1	145.2	61.5	30.5	20.1	—		—
35	21.0	13.5	10.1	8.1	15.6	14.1	13.6	10.8	243.0	98.3	51.0	26.9	—		—
40	23.9	15.1	11.3	8.6	16.9	15.6	15.0	11.1	318.0	132	69.5	30.5	—	—	—

Примечание. Ход роста по диаметру и объему приведен без луба и коры.

та всех классов роста в данном случае наступила в возрасте 35—40 лет. Кульминация текущего прироста по высоте — в 30—35 лет. Возраст количественной спелости по объему еще не наступил.

Максимальный текущий прирост по диаметру у бархата I—II классов роста отмечен в промежутке 25—30 лет и равен у бархата I класса 0.92 см, у бархата II класса 0.52, у бархата последних классов роста (III и IV) максимальный текущий прирост по диаметру отмечен в возрасте 20—25 лет и равен 0.36—0.38 см. Максимальный текущий прирост по высоте у деревьев I класса роста отмечен в возрасте 5—10 лет и равен 53 см, у бархата низших классов роста максимальный текущий прирост наступает позже. Средние величины прироста по высоте, по классам роста деревьев, были



Рис. 2. Углубление, образованное раневой тканью после выпадения сука. В момент съемки углубление было заполнено водой. 29 VI 1959.

таковы: I класс — 40 см, II — 38, III — 36, IV — 22 см; бархат II поколения (порослевый) имел средний прирост по высоте 32 см.

Максимальный текущий прирост по объему отмечен у бархата в возрасте 30—35 лет. Бархат II поколения (порослевого происхождения) отличался лучшим приростом в первые 5 лет по сравнению с бархатом семенного происхождения и превосходил по росту даже деревья I класса роста, с возрастом он заметно отставал в росте, угнетаемый пологом бархата I поколения.

В табл. 3 показана зависимость плодоношения от роста бархата и дано распределение числа стволов бархата с видимыми пороками по классам роста на пробной площади. Распределение бархата по классам роста было произведено применительно к существующим классификациям роста.

Как видно из табл. 3, фаутность бархата в насаждении большая, до 54% по количеству. При изучении причин образования стволовой гнили было установлено, что при густом стоянии боковые ветви расположенные в нижней части ствола, в период формирования молодняков и позже отмирают, но сразу не отпадают, оставаясь продолжительное время на стволах. Со временем основание отмершего сучка одевается валиком нарастающей древесины и пробки. После выпадания сука на их месте образуются углубления, нередко до 10 см, в которых после дождей застаивается вода (рис. 2). В этих углублениях создаются благоприятные условия для развития и

проникновения внутрь ствола различных грибковых и раковых инвазий, начинается разрушение древесины внутри ствола, особенно ядровой ее части, продолжающееся даже после того, как место выпадения сучков зарастает древесиной и пробковой тканью.

Своевременная обрезка сучьев в начале их отмирания предотвращает образование углублений и способствует более раннему зарастанию основания сука. Обрезку необходимо проводить еще в молодняках при проведении рубок ухода для предотвращения образования углублений на месте

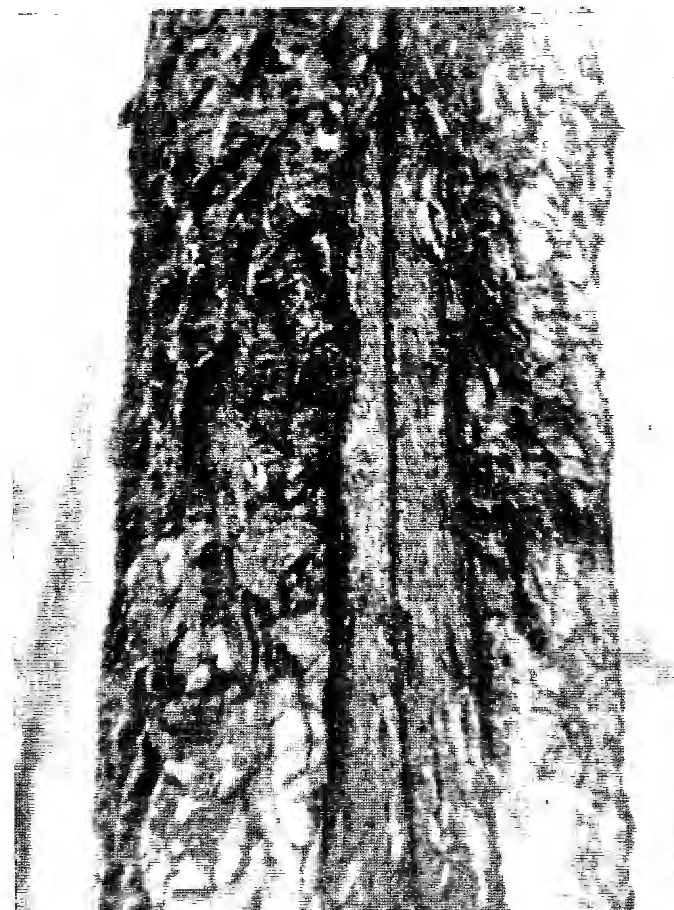


Рис. 3. Зарастающая морозобойная трещина на стволе бархата. 29 VI 1959.

выпадающих сучьев. При создании культур бархата следует проводить обрезку отмирающих сучьев до смыкания крон как меру ухода за культурами в целях получения высококачественной пробки и усиления роста.

Образованию фаутности бархата способствуют также морозобойные повреждения древесины (рис. 3) и морозобойные микротрещины луба.

Раковые и грибные заболевания разрушают древесину, замедляют рост ствола и накопление пробки. Поэтому фаутные стволы бархата для прижизненной эксплуатации их на пробку непригодны. Съем пробки с 2—3-метровых отрубков в большинстве случаев приводит к полному ослаблению жизненных функций бархата, который через несколько лет погибает, при этом пропадает древесина, а часто и пробка. Съем пробки с фаутного бархата надо производить со всего ствола одновременно с рубкой фаутных

деревьев при рубках ухода и санитарно-лесовосстановительных, не допуская потери ценной древесины бархата.

Как правило, у деревьев высшего класса роста процент плодоносящих деревьев по количеству больший, и деревья высших классов роста отличаются более обильным плодоношением. Колебания относительных высот бархата (отношение высот к диаметру) одного и того же возраста в насаждении увеличиваются в зависимости от уменьшения размеров бархата и изменяются от 70 у бархата I класса роста до 107 у бархата IV класса роста (табл. 3). Отступление от этого правила — усыхающие экземпляры V класса роста, у которых вершины усохли и рост по высоте прекратился, но рост по диаметру продолжается. Возобновление бархата под пологом насаждения протекает неудовлетворительно.

ТАБЛИЦА 3

Фаутность стволов и плодоношение бархата амурского

Классы роста	Средние размеры: диаметр (в см)	Средние размеры: высота (в м)	Относительная высота	Количество экземпляров: с открытым раком	с закрытым раком	с сердцевинной гнилью	без пороков	итого	В том числе женские плодоносящие: количество	в % к общему количеству
I (наиболее крупные деревья)	24.4	17.1	70	7	26	4	28	65	42	65
II (крупные)	19.8	15.4	78	13	33	—	39	85	39	46
III (средние)	14.0	14.3	102	14	49	5	52	120	39	32
IV (отстающие в росте)	11.4	12.1	107	1	5	2	5	13	3	23
V (усыхающие)	12.0	10.9	91	2	6	4	21	33	1	3
Итого (**шт.**)	—	—	—	37	119	15	145	316	124	39.2
В процентах	—	—	—	11.7	37.7	4.8	45.8	100	—	—
Сухие и отпавшие	—	—	—	—	—	—	—	27	—	—
Бархат II поколения	6.7	7.8	116	3	3	—	7	13	—	—
Всего бархата	—	—	—	—	—	—	—	356	—	—

Подрост бархата амурского на пробе редкий, в переводе на 1 га его имеется лишь 300 шт. (наибольшее количество подроста приходится на ясень — 24 700 шт. на 1 га, высота подроста до 50 см). Плохое возобновление бархата под сомкнутым пологом леса наблюдается повсеместно и почти на всех Бурейских островах. Помимо верхнего полога, отрицательно действует на возобновление бархата густой напочвенный покров из папоротника осмунда, который широко распространен на островах под пологом леса. Данные табл. 4 показывают ход естественного возобновления под пологом насаждения на пробной площади. Учет естественного семенного возобновления проводился на нескольких учетных площадках общей площадью 200 м². Как видно из таблицы, возобновление древесных пород протекает неудовлетворительно. Под пологом леса даже при полноте 0.6 подрост главных пород не превышает 1 м высоты, за исключением ильмов, клена Гиннала и сирени амурской. Основная масса подроста всех древесных пород, 85.5%, приходится на группу высот до 50 см; на группу высот от 51 до 200 см приходится лишь 8%, не считая всходов — 6.5%. Все это

говорит о том, что полог леса отрицательно влияет на возобновление указанных древесных пород и в особенности на возобновление светолюбивого бархата, который также как и ясень маньчжурский под пологом леса не выживает. Возобновление древесных пород протекает удовлетворительно лишь после осветления верхнего полога, т. е. после рубки леса, что подтверждается рядом наблюдений.

ТАБЛИЦА 4

Результаты учета семенного возобновления бархата амурского и сопровождающих его пород в переводе на 1 га

Подрост	Количество возобновления по группам высот (в см): всходы	до 10 см	11—25	26—50	51—100	101—150	150—200	итого: количество	итого: %
Бархат амурский	50	200	50	—	—	—	—	300	0.6
Ясень манчжурский	1750	11300	8650	3000	50	—	—	24750	49.8
Ильмы долинный и горный	350	1800	1250	1200	750	450	350	6150	12.4
Орех манчжурский	—	—	—	50	—	—	50	100	0.2
Клен Гиннала	450	350	700	1800	650	300	—	4250	8.5
Береза плосколистная	—	50	—	—	—	—	—	50	0.1
Яблоня сибирская	250	650	150	100	200	—	—	1350	2.7
Черемуха азиатская	350	300	350	300	—	—	—	1300	2.6
Сирень амурская	50	2300	3450	4450	950	200	50	11450	23.1
Итого	3250	16950	14600	10900	2600	950	450	49700	100
В процентах	6.5	34.1	29.4	22.0	5.2	1.9	0.9	100	—

Отрицательно влияет на возобновление бархата и других пород также и густой напочвенный покров из папоротника (*Osmunda cinnamomea* L. var. *asiatica* Fernald.), достигающего 1.5 м высоты, и растущих под его пологом травянистых растений (различные осоки, лабазник, ломонос, василистник тычиночный, майник двулистный и другие). Подлесок в насаждении редкий, его образуют кустарники.

На основании изложенного можно сделать следующие выводы.

1. Наличие естественных насаждений с преобладанием бархата (в составе 7—8 единиц на га) в возрасте 40 лет указывает на возможность создания почти чистых бархатников на базе естественных молодняков и возможность выращивания бархата лесными культурами при проведении постепенных и своевременных рубок ухода.

2. Полнота для нормального роста бархата в возрасте 30—40 лет близка к 0.6 и площадь питания одного дерева бархата в возрасте 40 лет должна быть не менее 10 м², что говорит о необходимости ухода за насаждениями бархата вплоть до достижения указанного возраста.

3. Фаутность бархата вызывается в основном образованием морозобойных трещин и открытыми углублениями, образуемыми отмершими сучьями, которые способствуют проникновению заболеваний внутрь ствола. Для предотвращения образования углублений на стволе растущего бархата надо проводить своевременную обрезку отмирающих сучьев.

4. В насаждении бархат хорошего роста отличается лучшим плодоношением, и процент плодоносящих экземпляров у него больший — 65%; для бархата низших классов роста характерно уменьшение числа плодоносящих экземпляров, доля плодоносящих экземпляров отмирающего бархата в возрасте 40 лет снижается до 3%.

Амурская лесная
опытная станция,
г. Свободный.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 10

Л. Н. Бушкова

БИОЛОГИЯ ВОЗБУДИТЕЛЯ БАКТЕРИОЗА ОГУРЦОВ И РАЗРАБОТКА МЕР БОРЬБЫ С НИМ

С 2 рисунками

(Получено 28 I 1962)

Введение

Бактериоз огурцов, вызываемый бактерией *Pseudomonas lachrymans* (Smith et Bryan) Ferraris, распространен чрезвычайно широко. Практически он охватывает все районы мира, где выращивают огурцы. В начале XX в. эта болезнь регулярно появлялась во многих странах, поэтому уже в этот период симптомы заболевания были изучены и описаны.

Угловатая пятнистость листьев огурцов была обнаружена в США, в штате Флорида Смитом и Брайаном (Smith и Bryan, 1915). Бюргер (Burger, 1913) в США описал бактериальную гниль плодов огурцов. Феррари (Ferraris, 1915 г.) выявил бактериоз огурцов в Италии, а Джент (Gante, 1932) и Клемм (1932 г.) обнаружили его в Германии. В конце 20-х годов эта болезнь широко охватила плантации в США, с особенно сильным вредоносным воздействием в центре штата Флорида, районе р. Миссисипи, в Калифорнии и Висконсине с дальнейшим распространением в Канаду. Это заболевание сильно развито в штатах Индиана, Мичиган, Колумбия и др. Поражение посевов огурцов было отмечено во Франции (1931 г.) и новая вспышка заболевания — на юге Германии, в Англии и Дании (1932 г.).

За последнее время вспышки заболевания зарегистрированы в Канаде (1942 г.), в Висконсине (1952 г.), а также в Югославии, Румынии и Венгрии (1959 г.).

В нашей стране бактериоз огурцов распространен повсеместно. Впервые заболевание было описано А. А. Потебней (1916), в Харьковской области была обнаружена болезнь, весьма сходная по своим диагностическим признакам с болезнью, описанной во Флориде. Впоследствии заболевание огурцов было отмечено в различных районах и областях. В Ленинградской области было зарегистрировано широкое развитие бактериоза огурцов в полевых, тепличных и парниковых условиях Р. М. Галачьян (1937), С. А. Гуцевич (1944), К. Я. Калашниковым (1935). Отмечено развитие этой болезни и в Московской области М. В. Горленко (1961) и Е. Галенович и Н. Чернышевой (1943), а также во многих других областях и районах.

Бактериоз огурцов приносит большой экономический ущерб. В средней части СССР бактериоз уничтожает иногда целые плантации (Горленко, 1961), а кроме того является одной из основных причин, снижающих урожай огурцов в тепличных хозяйствах (Калашников, 1935). В отдельных случаях заболевание снижает урожай огурцов на 50—67% (Burger, 1913; Weber, 1929).

Из предыдущего ясно, что изучение этого заболевания, а также мер борьбы с ним представляет практический интерес. Поскольку эти вопросы недостаточно подробно освещены как в зарубежной, так и в отечественной литературе, необходимо было провести дополнительные исследования. Эти исследования касались как свойств возбудителя, так и способов

борьбы с заболеванием. Предпринятое нами лабораторное изучение возбудителя при сопоставлении с условиями паразитирования в природе позволило оценить его физиологию в естественных условиях. Путем тепличных и полевых опытов изучалась специализация возбудителя.

Полученные данные позволили разработать и проверить некоторые меры борьбы с заболеванием.

Необходимые условия для развития бактериоза огурцов

Бактериоз огурцов относится к заболеваниям, вызывающим пятнистости на пораженных органах растений. Начальная стадия болезни выражается в появлении водянистых, просвечивающих пятен. Такие пятна на листьях впоследствии подсыхают и выкрашиваются, придавая последним рваный вид. На плодах пятна углубляются и образуют буроватые язвы



Рис. 1. Огурец, пораженный бактериозом.

(рис. 1). Болезнь поражает также стебли, черешки, семядоли и завязи огурцов.

Впервые заболевание проявляется на семядолях растений, однако часто остается незамеченным на этой стадии своего развития. От пораженных семядолей инфекция передается на другие части растений. Вспышка заболевания обычно возникает во второй половине вегетации. При этом происходит быстрое накопление инфекционного начала, и к моменту сбора урожая часто все растения повреждаются бактериозом. Листовая форма бактериоза не всегда влечет за собой поражение плодов, тогда как заболевание плодов всегда сопровождается листовой пятнистостью.

Большое влияние на развитие болезни оказывают температура и влажность. Оптимальная температура для развития возбудителя бактериоза — около 25°. Когда вегетация растений совпадает с теплой погодой, заболевание развивается особенно быстро. При наступлении жаркой погоды (30—32°), или при похолодании (15—16°), развитие болезни замедляется, оставаясь на одном уровне. В случае, если наступают благоприятные температурные условия, заболевание прогрессирует вновь, в противном случае оно резко снижается. Однако даже при благоприятных температурных условиях бактериоз в своем развитии тесно связан с условиями влажности. В сухую погоду развитие заболевания прекращается. С каплями воды бактерии проникают в растения. Роса и дожди, поливы в теплицах не только

способствуют, но и регулируют течение болезни; искусственное заражение не удается без увлажнения.

Бактерии для проникновения в растения не нуждаются в повреждении их поверхности, они легко проникают через естественные поры как на листьях, так и на плодах. Опыты по искусственному заражению не показали различия в вариантах с наколами растений и без наколов.

Свойства возбудителя бактериоза огурцов

В нашей работе изучались морфолого-анатомические свойства бактерии *Pseudomonas lachrymans* (Smith et Bryan) Ferraris. Исследование проводилось методами люминесцентной и электронной микроскопии. При люминесцентном микроскопировании был испытан набор из 20 флуорохромов. Наиболее подходящими оказались акридин оранжевый, корифосфин и аурамин. При окраске акридином оранжевым темное поле зрения микроскопа усеяно продолговатыми, отчетливо очерченными палочками хромово-оранжевого цвета (0—3 по шкале цветов А. С. Бондарцева). Обработанные корифосфином бактерии были бледно-терракотового цвета (ж-4 по шкале цветов), при воздействии аурамина 00 они светятся особенно ярко золотисто-зеленым тоном (б-3 по шкале цветов). Бактерии имеют палочковидную форму, концы их закруглены. Размер бактерий до 1.5/0.4 μ. Некоторые микроорганизмы тонкие и длинные, длина их превышает ширину в 4—5 раз, другие — более короткие и овальные. В поперечнике бактерии округлой формы.

Используя люминесцентную микроскопию, удалось провести наблюдения за движением бактерий. Прижизненное окрашивание бактерий произведено с помощью акридина оранжевого. Скорость передвижения микроорганизмов довольно значительна. Поле зрения микроскопа пересекается бактериями в доли секунды, при этом они червеобразно изгибаются, как бы складываются и снова распрямляются. При электронном микроскопировании у бактерий обнаружены жгутики — один или несколько полярных жгутиков, с помощью которых происходит движение (рис. 2). Бактерии имеют ясно выраженную оболочку, никаких внутренних включений не замечено. Содержимое бактерий светится равномерно зеленым цветом, что свидетельствует о распыленном состоянии ядерного вещества (дезоксирибонуклеиновая кислота) в толще протоплазмы.

P. lachrymans — относится к факультативным анаэробам. При посеве уколом на МПА и МПЖ их рост доходит примерно до половины столбиков. При посеве на жидких средах (МПБ и пептонной воде) бактерии развиваются во всей толще питательной среды, однако оптимальное развитие их происходит в верхних слоях среды.

Бактерии производят сначала воронковидное, а затем послойное разжижение желатины. На МПА при посеве уколом они растут в форме гвоздя, со шляпкой на поверхности, при посеве в чашки Петри образуются мелкие, 0.5—3 мм в диаметре, округлые, беловатые, полупрозрачные, в проходящем свете голубоватые колонии. Поверхность колоний гладкая, блестящая; в профиль колонии выпуклые, край их ровный, структура мелкозернистая. Подобные колонии образуются и на МПЖ.

Бактерии не образуют пленки на поверхности жидкой питательной среды МПБ. Через сутки образуется довольно густая суспензия бактерий, а на дне пробирок — небольшой хлопьевидный осадок. На картофельном ломте за двое суток развиваются колонии размером 1—1.5 мм в диаметре, круглые, блестящие, слизистые, полупрозрачные, с менее прозрачным центром. Бактерии энергично разлагают ткань клубня, и на 2-е сутки картофель размягчается до консистенции вареного. На картофельном косяке бактерии развиваются на вторые сутки. Бактериальный налет сначала белый, слизистый, полупрозрачный, затем становится кремовым, непрозрачным. Микроорганизмы крахмал не гидролизуют. При развитии

бактерий на среде Ферми образуется равномерное помутнение без образования пленки. Флуоресценции нет. На средах с добавлением аланина или аспарагина появляется ясная зеленоватая флуоресценция, несколько менее заметна она при добавлении аргинина и лизина.

Молоко бактерии пептонизируют в течение 15 суток, оно просветляется и становится сывороткообразным. Лакмусовое молоко подщелачивается на 6-е сутки (наблюдается посинение).

Из углеродистых соединений испытывались следующие:

1) гексозы — глюкоза, левулеза, галактоза, декстроза;

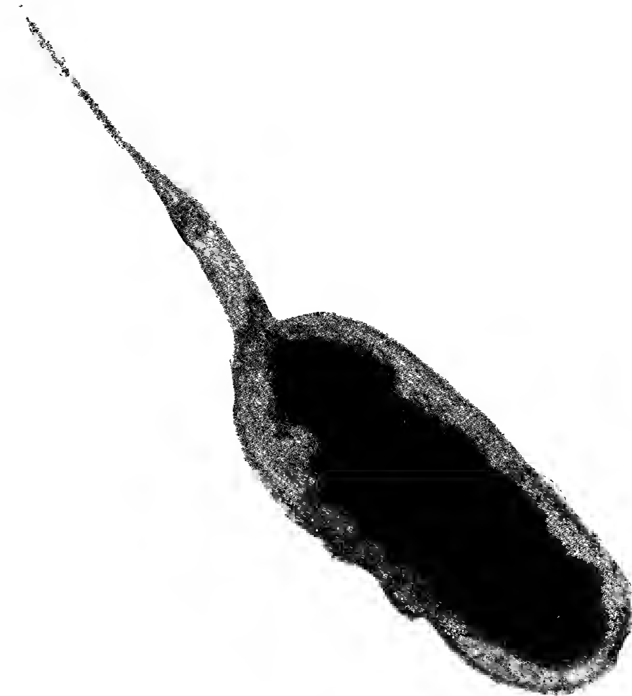


Рис. 2. Возбудитель бактериоза огурцов — бактерия *Pseudomonas lachrymans* под электронным микроскопом.

2) пентозы — арабиноза, ксилоза, рамноза;
3) дисахариды — сахароза, мальтоза, лактоза;
4) трисахариды — рафиноза;
5) полисахариды — целлюлоза;
6) соли органических кислот — виннокислый натрий, лимонно-кислый калий;
7) спирты — глицерин, маннит, дульцит.

В результате определено, что при добавлении указанных веществ к среде Гиса микроорганизмы разлагают следующие углеводы с образованием кислот и без образования газа: декстрозу, левулезу, глюкозу, сахарозу, ксилозу, арабинозу, галактозу. Отсюда следует, что энергичнее всего разлагаются простые сахара, как легко расщепляемые. Надо отметить, что по данным Н. К. Мурри (1961), в плодах огурцов из углеводов в основном содержатся моносахариды, в небольших количествах обнаружена сахароза.

P. lachrymans выделяет аммиак, тогда как индол и сероводород не образуются. Бактерии не редуцируют нитраты. Частично редуцируют метиленовую синьку, но лакмусовая настойка и раствор нейтральрота под их влиянием не изменяются.

Литературных данных о сравнительном развитии *P. lachrymans* на источниках азота нет. Только у Ван Ганди и Уолкера (Van Gundy a. Walker, 1957) имеется указание, что бактерия не использует неорганических солей в качестве источника азота, но развивается на аминокислотах, причем максимальный рост дает на глютамине и аспарагине. В опытах указанных исследователей из источников азотистого питания были испытаны: виннокислый аммоний, азотнокислый натрий, мочевина, динитрофенол, аминоуксусная кислота, аспарагиновая кислота, аланин DL, бета-фенил альфа-аланин, аспарагин L, гистамин, лизин DL, аргинин DL, валин DL, лейцин DL, норлейцин DL.

Опыты показали, что не все из этих веществ одинаково используются бактериями. На некоторых из них микроорганизмы не развиваются. Такими являются динитрофенол, лейцин, аспарагиновая кислота, норлейцин. Лучше усваиваются валин, аминоуксусная кислота, гистамин, мочевина, азотнокислый натрий, бета-фенил альфа-аланин. Оптимальными источниками азота для развития *P. lachrymans* являются виннокислый аммоний, аланин, аспарагин, лизин, аргинин. Следовательно, микроорганизмы обладают широким диапазоном в использовании азотистых веществ, но ими лучше усваиваются сложные органические вещества, аминокислоты. В отношении аминокислот бактерии также проявляют избирательность, так, они не усваивают лейцина и норлейцина, а аргинин, лизин, аспарагин, аланин используют максимально.

Это явление, вероятно, объясняется условиями жизни микроорганизмов в природе, их паразитированием на живых растениях, хотя, конечно, полной параллели между существованием бактерий на искусственных питательных средах и на живых растениях провести нельзя.

В естественных условиях микроорганизмы развиваются на комплексе азотистых веществ, тогда как в искусственной культуре они выращивались на одном из них. Кроме того, в искусственной культуре обмен веществ бактерий может изменяться.

По Мурри, большую часть от общего азота в плодах огурцов составляет аминный и аммиачный азот. Азотистые вещества огурцов состоят на 65% из белков. В состав белка входят такие аминокислоты, как аргинин, лизин, валин, фенилаланин и др. Естественно, что бактерия *P. lachrymans* при жизни на живых растениях приспособилась к употреблению этих форм азота именно в виде белков и в виде аммиачного азота.

Исследования, направленные на выяснение отношения бактерий к витаминам, производились с витаминами C (аскорбиновая кислота), B_8 (инозит), P (рутин), PP (никотиновая кислота), B_1 (тиамин), B_2 (рибофлавин) и B_6 (пиридоксин). Витамины добавлялись к среде Ферми в количестве 0.05 и 0.005 г на 100 см^3 среды. Было выяснено, что присутствие аскорбиновой кислоты или инозита не оказывало заметного влияния на бактерии по сравнению с контролем (среда Ферми) без добавления витаминов. Витамин P оказывает подавляющее действие на развитие *P. lachrymans*. Интересно, что в плодах огурцов этот витамин не содержится (по Мурри). Наилучшее развитие бактерий произошло при добавлении к среде витаминов B_1 и B_6, т. е. витаминов, которые принимают основное участие в азотистом обмене, тогда как витамины PP и B_2, участвующие в окислительно-восстановительных процессах, оказали меньшее и неравномерное влияние на развитие разных штаммов. Вероятно, у возбудителя бактериоза огурцов снижена синтезирующая способность относительно витаминов, входящих в состав ферментов азотистого обмена, а это в свою очередь может быть связано с выращиванием микроорганизмов в искусственных условиях, с переходом их на чисто сапрофитическое питание. Литературных данных по этому вопросу нет.

В опытах по определению влияния pH среды на развитие возбудителя бактериоза огурцов в качестве питательной среды применялся картофельный отвар. pH среды доводилась до нужной величины титрованием едким

натром и соляной кислотой. Было выяснено, что при низких значениях pH (2.2, 3.3 и 4.3) микроорганизмы не развиваются. При pH=5.4 бактерии развиваются, причем происходит подщелачивание среды. Максимальное развитие микроорганизмов наблюдается при pH=7.00, т. е. в нейтральной среде, хотя в слегка подкисленной (pH=6.6 и 6.9) и подщелоченной (pH=7.3 и 7.5) средах бактерии развиваются также активно. В более кислых или щелочных средах развитие *P. lachrymans* затрудняется и количество бактерий в среде снижается. Если среда щелочная (pH 8—8.5), происходит подкисление ее, но оно идет медленнее, чем подщелачивание кислых сред. При pH=8.5 намечается замедление в развитии микроорганизмов.

По исследованиям Мурри, кислотность сока плодов огурцов значительно меняется по мере их роста. Так, в молодых плодах pH=6.1, тогда как в спелых она снижается до 4.4. Следовательно, сок огурцов обладает кислой реакцией. Это, возможно, объясняет большую активность бактерий в кислой зоне pH.

Из изложенного следует, что *P. lachrymans* развивается в широких пределах pH среды, при этом бактерии обладают способностью частично регулировать кислотность среды.

Специализация возбудителя бактериоза огурцов

Сведения о специализации возбудителя бактериоза огурцов ограничены. В существующей литературе по этому вопросу имеются различные точки зрения. Так, высказывалось мнение о наличии двух специализированных форм, одна из которых поражает огурцы, а другая — дыни (Яцынина, 1939; Горленко, 1961). Утверждалось, что тыквы поражаются лишь в экспериментальных условиях (Бургвиц, 1924). Имеются сведения о поражаемости *Bryonopsis laciniosa*, *Cucumis anguria*, *Cucumis dipsaceus*, *Lagenaria vulgaris*, *Luffa acutangula* (Chupp, 1925; Orton, 1931; Elliott, 1951).

Большинство исследователей полагает, что все сорта огурцов в большей или меньшей степени поражаются бактериозом и абсолютно устойчивых среди них нет.

Существование различных точек зрения по вопросу о специализации *P. lachrymans* делает необходимой его экспериментальную проверку. В связи с этим были проведены опыты по изучению поражаемости различных сортов огурцов и других видов тыквенных бактериозом.

а) Изучение поражаемости бактериозом разных сортов огурцов. Для проведения опытов были отобраны семена 42 сортов огурцов различного географического происхождения, из коллекции Всесоюзного института растениеводства (ВИР). Опыт проводился параллельно в открытом грунте и в теплицах.

Заражение бактериальной суспензией было произведено, когда растения находились в фазе двух листьев. Учет поражаемости был проведен во второй половине августа. Степень заболевания определялась по 5-балльной системе. Выяснилось, что все сорта огурцов в той или иной степени поражаются бактериозом. Наиболее устойчивыми (2 балла) оказались главным образом сорта, распространенные в средней полосе СССР ('Муромский', 'Ржавский', 'Неросимый', 'Вязниковский') и в странах севера Европы (шведский 'Favör', датский 'Spangberg Pikling').

Наименьшую устойчивость к бактериозу показали восточные, южные и юго-западные сорта, поражаемость которых составляет 4—5 баллов. В исследуемой группе сортов чаще всего встречается поражение на 3 балла, меньшая и большая поражаемость наблюдается реже. Гибриды и сорта селекции ВИР в большинстве своем значительно поражаются бактериозом.

Степень устойчивости растений на протяжении их развития несколько меняется, однако поражение возможно на всех фазах, от фазы одного

листа до фазы плодоношения. Особенно восприимчивыми к бактериозу оказались молодые растения.

б) Изучение поражаемости различных видов тыквенных бактериозом. Кроме огурцов, изучались также тыквы, дыни, кабачки, патиссоны, крукнеки и арбузы. Изучено 50 сортов тыквенных. Опыты проводились в теплице и частично в открытом грунте. Растения, высаженные в теплицы, были заражены искусственно. В результате опытов определилось, что разные виды тыквенных в разной степени восприимчивы к бактериозу. Особенно сильно поражаются дыни, несколько слабее тыквы и гораздо меньше кабачки, патиссоны, крукнеки, арбузы. Сорта дынь и тыкв восточного происхождения поражаются в большей степени, чем западные. Как показано в опытах, поражаются все виды тыквенных, хотя отдельные сорта в некоторых видах оказались устойчивы к бактериозу. Более подробные данные об этих опытах были опубликованы Горленко и Бушковой (1961).

Растения, высаженные в открытом грунте, искусственно не заражались, но были помещены на общих грядах с пораженными огурцами. В результате соседства с больными огурцами дыни и тыквы заражались бактериозом. Поражение у дынь было даже большим, чем у огурцов передавших инфекцию.

Тыквы были поражены слабее, но заражение, полученное от огурцов, и здесь было выявлено отчетливо. Признаки заболевания появились в основном на молодых листьях. Поражаемость различных сортов дынь и тыкв за счет контакта с больными огурцами была такова:

Тыквы	
'Хейван-Кеды'	1 балл
'Veltruska orovska'	1 »
'Волжская серая'	1 »
Дыни	
'Ич-Кзыл'	3 балла
'Кзыл-Урук'	3 »

Таким образом, *P. lachrymans* не является узкоспециализированной формой, и штамм, поражающий огурцы, может поражать также и другие тыквенные.

На основании полученных результатов, во избежание передачи бактериоза с одних тыквенных культур на другие, следует высаживать различные виды тыквенных изолированно друг от друга.

Разработка методов борьбы с бактериозом огурцов

Дальнейшие наши исследования были направлены на изыскание способов борьбы с бактериозом огурцов.

а) Обработка зараженных семян антибиотиками и ядами. В связи с тем, что бактериоз огурцов передается семенам, обработка их имеет большое значение. Издавна практикуется протравливание семян медным купоросом и сулемой в борьбе с заболеваниями растений. В последнее время начали активно применять антибиотики.

Для борьбы с бактериозом огурцов нами испытывались выпускаемые отечественной промышленностью грамицидин, пенициллин, стрептомицин, биомицин, левомицетин, террамицин, тетрациклин, колимицин, альбомицин и яды — тирам, меркот, гексахлорбензол, фигон, родан. Первоначально выяснялась эффективность антибиотиков непосредственно при действии их на возбудителя. Было установлено, что наиболее активное воздействие на микроорганизмы оказали такие антибиотики, как

стрептомицин (0.0013 мг/мл), тетрациклин (0.0017 мг/мл), террамицин (0.005 мг/мл), биомицин (0.7 мг/мл).

Яды применялись в количествах, соответствующих нормам расхода препаратов на протравливание 1 кг семян. На следующем этапе работы изучалось действие бактерицидов на всхожесть семян, сначала в чашках Петри, а затем в почве.

В результате определено, что при обработке как антибиотиками, так и ядами снижения всхожести семян не наблюдалось. Напротив, происходило даже некоторое повышение всхожести. Так, при 5-часовой обработке семян антибиотиками всхожесть их составляла 92—99%, в контроле 92%. При 3-минутном протравливании семян ядами всхожесть их была 83—89% по сравнению с 83% в контроле (исключением является родан, который снижает всхожесть семян).

В дальнейшем производилась обработка больных семян бактерицидами. Была найдена оптимальная экспозиция для обработки зараженных семян антибиотиками (5-часовая). При такой обработке больных семян антибиотиками с последующей высадкой их в вегетационные сосуды с почвой в теплице всхожесть их составляла 56—80%, против 48% в контроле. При протравливании пораженных семян ядами с соответствующей высадкой их в почву всхожесть семян была 52—66%, в контроле 45%.

Кроме того, исследования по обработке зараженных семян бактерицидами были вынесены в полевые условия. Из антибиотиков здесь были испытаны стрептомицин и биомицин, из ядов — тирам. В варианте со стрептомицином наблюдалась всхожесть 75%, с биомицином 77%, с тирамом 69%, против 52% в контроле.

Следовательно, обработка зараженных семян огурцов как антибиотиками, так и ядами дает положительные результаты.

б) Опрыскивание огурцов антибиотиками и ядами как средство борьбы с бактериозом. В целях выяснения возможности применения антибиотиков и ядов для борьбы с бактериозом на огурцах была проведена серия опытов по обработке их бактерицидами.

Для исследования были взяты растения сорта 'Вязниковский' в стадии двух листьев. В первой серии опытов использовались антибиотики стрептомицин, биомицин и яд ТМТД в однократной эффективной концентрации. Упомянутые бактерициды избраны как показавшие хорошие результаты в опытах с семенами. Заражение производилось бактериальной суспензией односуточных культур.

Эта серия опытов проводилась в двух вариантах. В первом из них отдельные группы растений опрыскивались соответствующим антибиотиком или ядом через определенные промежутки времени после заражения (сразу, через 1/2, 1, 2, 5 и 10 часов).

Во втором варианте растения предварительно опрыскивались антибиотиком или ядом и дополнительно, через такие же промежутки времени, что и в первом варианте, бактериальной суспензией. В результате такой обработки большинство растений обоих вариантов опыта было заражено бактериозом.

В дальнейшем применялись 2-кратные и 5-кратные эффективные концентрации антибиотиков и 2-кратные и 10-кратные концентрации яда.

Заражение растений производилось также бактериальной суспензией разной мутности — 0.5 и 1 млрд/мл бактериальных тел. Опыты велись по тому же плану, что и в первом случае. Если условно обозначить меньшие концентрации антибиотиков и яда $Д_1$, большие $Д_2$, а концентрации бактериальной суспензии соответственно $К_1$ и $К_2$, то схему опытов можно выразить в следующих сочетаниях:

1. $Д_1К_1$ 3. $Д_1К_2$
2. $Д_2К_1$ 4. $Д_2К_2$

Эффективность обработки огурцов (растений) бактерицидами

Варианты опыта	Бактерицид — заражение: стрептомицин	биомицин	тирам	Заражение — бактерицид: стрептомицин	биомицин	тирам	Бактерицид 2 ч. заражение: стрептомицин	биомицин	тирам	Заражение 2 ч. бактерицид: стрептомицин	биомицин	тирам	Бактерицид 5 ч. заражение: стрептомицин	биомицин	тирам	Заражение 5 ч. бактерицид: стрептомицин	биомицин	тирам	Бактерицид 10 ч. заражение: стрептомицин	биомицин	тирам	Заражение 10 ч. бактерицид: стрептомицин	биомицин	тирам	Контроль
$Д_1К_1$	−	−	−	−	−	−	[illegible]	−	−	[illegible]	−	−	−	−	−	−	−	−	[illegible]	−	+	+	+	+	+
$Д_2К_1$	−	−	−	−	−	−	−	−	−	[illegible]	−	−	−	−	−	−	−	−	[illegible]	−	−	−	+	−	+
$Д_1К_2$	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	+	−	+	+	−	+	+	+	+	+	+
$Д_2К_2$	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	+	+	−	+	+

Примечание. Д — концентрация бактерицида (антибиотиков или яда), К — инфекционная нагрузка; знак плюс означает, что обработка данным антибиотиком или ядом, произведенная через промежуток времени указанный в часах (при сравнительно большом промежутке времени между заражением растения и обработкой антибиотиком), не дала положительного результата и растение заболело, знак минус означает, что растение после обработки осталось здоровым.

Из данных таблицы видно, что с увеличением промежутка времени от момента заражения до опрыскивания бактерицидами или от времени опрыскивания до заражения растений степень поражения огурцов возрастает. Так, если при немедленном проведении последовательно одной обработки за другой или при 2-часовом промежутке между ними растения не заразились, то с дальнейшим увеличением разрыва во времени между обработками заражается все большее количество растений.

Кроме того, было отмечено, что более результативно производить профилактическое опрыскивание растений бактерицидами, чем лечить заболевшие растения. При 5-часовом перерыве в случае профилактической обработки биомицином растения не заразились ($Д_1К_2$), тогда как при проведении последующей обработки биомицином после заражения растения заболели.

Следовательно, профилактическое воздействие бактерицидов выше терапевтического. Первые признаки заболевания появились на растениях при 5-часовом перерыве в обоих вариантах обработки в опыте по схеме $Д_1К_2$. Это объясняется тем, что в данном эксперименте давалась большая инфекционная нагрузка при недостаточных концентрациях бактерицидов. Через 10 часов от первичной обработки растений признаки поражения были обнаружены в опытах $Д_1К_1$ и $Д_2К_2$. Во всех опытах не было поражения растений, когда брались малые инфекционные нагрузки и большие концентрации антибиотиков и яда ($К_1Д_2$).

Следовательно, при проведении опрыскиваний огурцов бактерицидами в целях борьбы с бактериозом необходимо употреблять достаточно высокие, действенные концентрации бактерицидов. Следует также производить профилактические обработки растений для предупреждения заболевания. Из бактерицидов наиболее эффективными оказались антибиотики, особенно биомицин.

Выводы

1. Методом электронной микроскопии подтверждено наличие у *Pseudomonas lachrymans* полярных жгутиков и отсутствие обособленного ядра.

2. Показано, что *P. lachrymans* наиболее легко сбраживает моносахара с образованием кислот и без образования газа. Из азотистых веществ успешнее других усваиваются некоторые аминокислоты.

3. Влияние различных витаминов на развитие *P. lachrymans* неодинаково. Витамины B_1 и B_6 способствуют развитию бактерий, а витамин P подавляет его.

4. Оптимальной средой для развития *P. lachrymans* является нейтральная.

5. Все распространенные сорта огурцов в той или иной степени поражаются бактериозом. В условиях опыта наименее поражались северные сорта и сорта средней полосы.

6. Изучавшийся штамм *P. lachrymans*, изолированный с огурцов, не является узкоспециализированным и поражает другие виды тыквенных.

7. Для борьбы с бактериозом огурцов может успешно применяться протравливание семян и опрыскивание растений некоторыми антибиотиками и ядами.

ЛИТЕРАТУРА

Бургвиц Г. К. (1924). Бактериальная пятнистость листьев огурцов. Болезни растений, XIII, 2. — Галачьян Р. М. (1937). Этиология «зеленой пятнистости» огрyцов в условиях Ленинградской области как обоснование мер борьбы с ней. Защита растений, 15. — Галенович Е., И. Чернышева. (1943). Вредители и болезни овощных культур. Московский большевик, № 104. — Горленко М. В. (1961). Бактериальные болезни растений. — Горленко М. В. и Л. Н. Бушкова. (1961). Специализация возбудителя бактериоза огурцов *Pseudomonas lachrymans* (Smith et Bryan) Ferraris. Бюлл. МОИП. 66 (4). — Гуцевич С. А. (1944). Болезни картофеля и овощных культур и меры борьбы с ними. — Калашников К. Я. (1935). Экологическое обоснование защиты огурцов от бактериоза в теплицах. Защита растений, 3. — Клемм М. II. (1932). Бактериоз огурцов. Восточно-европейский земледелец, 9. Кенигсберг. — Мурри И. К. (1961). Биохимия огурца. В кн.: Биохимия культурных растений. — Потебня А. А. (1916). Грибные паразиты высших растений Харьковской и смежных областей. Харьковская областная с.-х. опытная станция. I. — Яцынина К. Н. (1939). Новый бактериоз дынь. Микробиология, VIII, 6. — Burger O. F. (1913). A bacterial rot of cucumbers. Phytopathology. 3, 3. — Chupp C. (1925). Angular leaf-spot of cucurbits. Bacterial rot of cucumber. Manual of Vegetable-Garden Diseases. — Elliott C. (1951). Manual of Bacterial Plant Pathogens. — Gante T. (1932). Die eckige Blattfleckenkrankheit der Gurken. Obst. und Gemüsebau. Blu., 78. — Klement Z. a. M. Hevesi. (1959). Occurrence of *Pseudomonas lachrymans* in Hungary and Rumania and its bacteriophage. Omagiu lui Traian Savulescu cu prilejut implinirii a 70 de ani. Editura academiei republicii populare Romine. — Orton C. R. (1931). Seed-borne parasites. A bibliography. Agricultural experiment station. College of agriculture. West Virginia university. — Smith E. F. a. M. K. Bryan. (1915). Angular leaf-spot of cucumbers. Journ. of Agricult. research, V, 2. — Van Gundy S. D. a. J. C. Walker. (1957). Relation of temperature and host nutrition to angular leaf spot of cucumber. Phytopathology. 47, 10. — Weber G. F. (1929). Angular leaf spot and fruit rot of cucumbers. University of Florida. Agricultural experiment station. Bull. 207.

Всесоюзный институт
защиты растений,
Ленинград.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 10

В. С. Синицкий

О ПЕРВИЧНОМ И ВТОРИЧНОМ ЗАРАЖЕНИИ РЖИ ПРИ КУЛЬТУРЕ ЕЕ НА СПОРЫНЬЮ

С 1 рисунком

(Получено 5 III 1962)

Спорынья (*Claviceps purpurea* Tul.) сем. *Hipocreaceae* класса сумчатых грибов (*Ascomycetes*) паразитирует на дикорастущих и культурных злаках, поражая главным образом рожь. Рожки спорыньи издавна применяются в акушерской практике для остановки маточных кровотечений. В наше время препараты из склероциев спорыньи находят более широкое применение. Они употребляются при лечении некоторых заболеваний кровеносно-сосудистой системы, при расстройствах нервной системы; за рубежом в последнее время выпущен препарат Redergam, который применяют при гипертонии, стенокардии, спазмах кровеносных сосудов (Гаммерман, 1960). В связи с этим потребность в сырье спорыньи сильно возросла.

До 30-х годов в Советском Союзе рожки дикой спорыньи собирались в достаточном количестве для удовлетворения нужд фармацевтической промышленности и экспорта. С ростом культуры земледелия поражаемость ржи спорыньей резко сократилась и количество собираемых склероциев понизилось. Сбор рожков дикорастущей спорыньи неудобен тем, что их урожай находится в большой зависимости от погодных условий. Кроме того, содержание алкалоидов в склероциях спорыньи, собранных в естественных условиях, резко колеблется по годам и, как правило, очень низкое. Необходимо прибавить, что присутствие спорыньи в культурных посевах ржи является крайне нежелательным. Все агротехнические мероприятия, как то: глубокая вспашка, очистка семян, сжатые сроки посева, уничтожение зарослей дикорастущих злаков по межам и т. д. должны быть направлены на полное искоренение спорыньи с полей ржи. Поэтому проблема получения спорыньи путем искусственного заражения ржи приобретает важное значение.

По нашим наблюдениям и по данным ряда авторов (Hecht, 1953; Bekesy, 1956), искусственное выращивание спорыньи на ржи не представляет опасности для окружающих полей культурных злаков. При культуре спорыньи на ржи урожай склероциев находится в меньшей зависимости от погоды. Путем селекции удается получить спорынью с высоким и постоянным содержанием суммы алкалоидов. Более того, возможно выводить штаммы спорыньи с преобладанием одной необходимой группы алкалоидов. За короткий период искусственного разведения в СССР спорыньи на ржи резко повысилась ее алкалоидность (табл. 1).

В своем развитии спорынья проходит три стадии: в конце лета, к моменту созревания ржи, на колосьях можно наблюдать рожки темно-фиолетового цвета, это склероции спорыньи, представляющие покоящуюся стадию гриба. Склероции опадают на землю, перезимовывают и весной при благоприятных условиях прорастают, образуя плодовые тела в виде красноватых головок на тонких ножках. По периферии головок располагаются перитеции, в которых развиваются аски — сумки, в каждой сумке по восемь нитевидных аскоспор. В период своего созревания аско-

ТАБЛИЦА 1

Данные о содержании суммы алкалоидов в культурной и дикорастущей спорынье

Дикорастущая спорынья			Спорынья, выращенная путем искусственного заражения ржи		
год исследования	содержание алкалоидов (в %)	кто исследовал	год исследования	содержание алкалоидов (в %)	кто исследовал
1924	0.240	Шасс, 1929	1956	0.410	Островский, 1959
1932	0,064	Муравьев, 1937	1957	0.600	Островский, 1959
1935	0,027	Муравьев, 1937	1958	0.420	Островский, 1959
1949	0,048	Заболотная, 1959	1959	0,520	Синицкий
1950	0,051	Заболотная, 1959	1960	0,560	Синицкий

споры с силой выталкиваются из сумок и разносятся токами воздуха. Попадая на завязи цветков ржи, они прорастают, образуя сплетение гиф — грибницу. На вершинах гиф отшнуровывается большое количество конидиоспор, одновременно грибницей выделяется клейкая сладковатая жидкость, так называемая «медвяная роса». Это конидиальная стадия развития гриба. Попадая на незараженные колосья, конидиоспоры прорастают, развивая грибницу, которая полностью разрушает завязь, и на месте зерна в колоске образуются крупные, продолговатые грибные тела — склероции. Склероции опадают, и цикл развития повторяется. Из сказанного видно, что за один вегетационный период рожь подвергается заражению спорыньей неоднократно. Принято считать заражение ржи до образования на ней медвяной росы, как первичное, а заражение посредством конидий медвяной росы, как вторичное.

В природе, а также при искусственном выращивании спорыньи на ржи, первичное заражение может осуществляться как аскоспорами, так и конидиями. Источником аскоспор для первичного заражения могут служить склероции спорыньи, опавшие при уборке урожая ржи. Однако имеются наблюдения (Bekesy, 1956; Островский, 1959), что эти рожки прорастают на 1—2 недели раньше цветения ржи, и только в том случае, если они находятся в почве не глубже 2—3 см.

Причиной первичного заражения могут также послужить мелкие склероции с дикорастущих злаков: *Holcus lanatus* L., *Agropyron repens* (L.) P. B., *Phleum pratense* L., *Bromus secalinus* Leyss. и др., которые перезимовали по краям полей, межам, канавам. Кроме того, раннецветущие дикие злаки рано подвергаются заражению и к моменту цветения ржи образуют большое количество конидий, способных заражать колосья ржи. При искусственной культуре спорыньи для первичного заражения используется водная суспензия конидий, выращенных на искусственной питательной среде.

Вторичное заражение осуществляется только посредством конидиоспор, которые могут распространяться тремя способами: 1) перенесением медвяной росы насекомыми, 2) при помощи ветра, 3) стеканием медвяной росы. Спустя 10—14 дней после первичного заражения на колосьях появляется медвяная роса. Благодаря сладковатому вкусу она привлекает большое количество насекомых, которые, посещая зараженные колосья, переносят конидии на здоровые растения ржи. При выращивании рожков спорыньи на больших площадях заражение посредством насекомых не имеет решающего значения, так как рожь является ветроопыляемым растением и насекомых привлекает только медвяная роса. Насекомые охотнее посещают колосья по краям поля. Так, по данным М. Н. Кособуцкого (Кособуцкий, 1929), по краю поля сосредоточивается

до 53% всех больных колосьев. Наблюдения Бекеши (1956) показали, что вторичному заражению благодаря насекомым подвергается в середине поля 5% и по краям поля 10% колосьев. Возможно, что при заражении небольших делянок ржи или отдельных растений насекомым принадлежит более значительная роль.

Одним из решающих факторов вторичного заражения является ветер. Благодаря ветру создается трение колосьев друг о друга и таким образом медвяная роса с зараженных колосьев попадает на незараженные. Насколько велика роль ветра при вторичном заражении, хорошо иллюстрируют данные Альфонса в Кирхберге (Hecht, 1953) (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Зависимость вторичного заражения спорыньей от ветра (по Hecht, 1953)

Показатели	Край поля, свободный для ветра	Край поля, защищенный от ветра лесной полосой
Вес склероциев первичного заражения (в г)	90	25
Вес склероциев вторичного заражения (в г)	290	135
Число зараженных колосьев	1893	450
Общий вес склероциев (в г)	380	160

Третий способ заражения заключается в стекании свободных капель медвяной росы на нижнюю часть колоса и на колосья, отставшие в росте от основной массы растений; при этом увеличивается в основном не количество зараженных колосьев, а количество склероциев в колосе. Общий урожай рожков спорыньи обусловливается как числом первично зараженных колосьев, так и числом колосьев, зараженных вторично. О количестве урожая склероциев, получаемых от первичного и вторичного заражения, имеются наблюдения ряда авторов. Б. П. Каракулин (1938) указывал, что распространение спорыньи происходит главным образом за счет вторичного заражения. На основе многочисленных опытов М. и В. Хехт (Hecht M. и W., 1954) делают вывод о том, что вторичное заражение дает от 40 до 70% урожая рожков.

ТАБЛИЦА 3

Отношение урожая склероциев первичного заражения ко вторичному

Год наблюдения	Количество колосьев зараженных		Отношение первично зараженных колосьев к вторично зараженным	Вес склероциев (в г) от заражения		Отношение веса склероциев первично зараженных колосьев к вторично зараженным
	первично	вторично		первичного	вторичного	
1960	20	184,2	1 : 9.1	4.0	28.5	1 : 7.6
1961	50	104.6	1 : 2.2	9,9	15,3	1 : 1.5

Для выяснения этого вопроса нами были проведены эксперименты на опытных участках ржи в совхозе «Ленинградский» Гатчинского района. Опыты проводились в нескольких повторностях. Источником заражения служила водная суспензия конидий, выращенных на агар-агаре. Для инфекции был выбран штамм 758.30 (X 1959 г., ВИЛАР). Заражение проводилось в утренние часы путем прокалывания колосьев ржи инфекционным планшетом с швейными иглами. Зараженные колосья отмечались подрезанием остей (Hecht, 1956). Таким образом, создавалась возможность учесть количество колосьев, зараженных первично и вторично. Сбор урожая проводился одновременно при полной зрелости склероциев. Наблюдения двух лет приведены в табл. 3.

Из полученных данных видно, что на один первично зараженный колос приходится 9 колосьев в 1960 г. и 2 колоса в 1961 г. Аналогичные результаты получил Хехт в результате своих пятилетних наблюдений (1956).

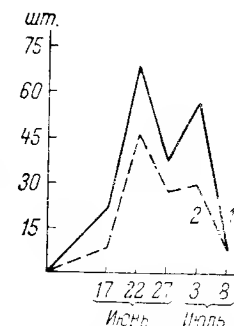
Колебания общего урожая склероциев в отношении первичного заражения к вторичному были таковы: средние колебания по годам — 1: 4.9, максимальные колебания по годам — 1 : 12.

ТАБЛИЦА 4

Отношение числа рожков спорыньи, получаемых от первичного и вторичного заражения в пересчете на один колос

Автор и год наблюдений	Первичное заражение		Вторичное заражение		Отношение	
	количество (шт.)	вес всех рожков (в г)	количество (шт.)	вес всех рожков (в г)	числа рожков первичного заражения к вторичному	веса рожков первичного заражения к вторичному
Синицкий, 1961	3.4	0,55	2,9	0,31	1 : 0,8	1 : 0,6
Hecht, 1955	5,2	0.44	3,5	0,34	1 : 0,67	1 : 0.77

Наряду с увеличением численности вторично зараженных колосьев увеличивается общий вес склероциев, собранных с последних. Однако вес рожков увеличивается в меньшей степени, чем число зараженных колосьев. Этот факт становится понятным, если сравнить результаты первичного и вторичного заражения в пересчете на один колос (табл. 4).



Ход вторичного заражения колосьев ржи спорыньей.

1 — 1960 г.; *2* — 1961 г. *На оси абсцисс* — даты подсчета; *на оси ординат* — количество зараженных колосьев.

Оказывается, что при пересчете на колос количество склероциев и их вес при первичном заражении бывают большими, чем при вторичном. Склероции первичного заражения крупные, до 50 мм длины и 8—9 мм толщины при весе до 0.73 г, в то время как склероции вторичного заражения средних размеров — от 25 мм и более мелкие от 10 мм и ниже.

Из этих данных следует, что основная масса урожая получается за счет увеличения числа зараженных колосьев. Выше приведены результаты первичного и вторичного заражения, исходя из крайних сроков, с момента заражения до полного созревания склероциев. Нами проводились постоянные наблюдения за ходом вторичного заражения. Через каждые пять дней на опытных делянках подсчитывалось количество зараженных колосьев (см. рисунок).

Как видно из рисунка, увеличение числа вторично зараженных колосьев идет не равномерно. В первую пятидневку с момента образования медвяной росы прибавление количества зараженных колосьев идет интенсивно. Во вторую пятидневку наблюдается понижение числа зараженных колосьев. В третью пятидневку кривая вновь идет вверх и к моменту сбора падает. Из наблюдений двух лет выявляется некоторая закономерность в ходе вторичного заражения. Принимая во внимание специфику развития спорыньи, эту закономерность можно объяснить. От начала искусственного заражения ржи до первого появления медвяной росы проходит инкубационный период развития гриба, который длится от 8 до 14 дней. Образованием обильной медвяной росы по истечении инкубационного периода объясняется большое количество зараженных колосьев в первую пятидневку. Последующее понижение числа зараженных ко-

лосьев возникает с наступлением второго инкубационного периода развития гриба после вторичного заражения, который также длится 8—10 дней, а затем опять выделяется медвяная роса. Посредством этой медвяной росы происходит «третичное» заражение, которое вызывает увеличение числа зараженных колосьев в IV пятидневку. За третичным заражением следует третий скрытый период развития, однако он протекает менее интенсивно и ввиду окончания вегетационного периода ржи не имеет практического значения для увеличения урожая склероциев.

Наши наблюдения, а также литературные данные (Дорогин, 1917; Falck, 1922; Бондарцев, 1927) показывают большие колебания урожая склероциев по годам. Это прежде всего обусловливается различием погодных условий. Выше мы приводили пример зависимости вторичного заражения от ветра, не меньшую роль играют осадки. Так, например, в 1960 г. период с момента образования медвяной росы до второй половины июля характеризовался сухой слабоветреной погодой. Несмотря на недостаток влаги, вторичное заражение прошло успешно. В 1961 г. 14—17-го VI наблюдалось обильное выделение медвяной росы и ожидался хороший урожай склероциев спорыньи. Однако 19 VI прошел короткий, но сильный ливень, в результате чего была смыта медвяная роса. 21 VI и в последующие дни наблюдалось повторное образование медвяной росы, но ее выделение было менее обильным. Вследствие этого вторичное заражение в 1961 г. оказалось в 4 раза меньшим, чем в предыдущем, 1960 г. На подобный факт указывает Фреуденберг-Розендаль (Freudenberg-Rosendal, 1956). В 1951 г. в Германии в период выделения медвяной росы прошел ливень, и вторичное заражение снизилось.

ТАБЛИЦА 5

Развитие спорыньи в зависимости от продолжительности фазы цветения ржи (по Владимирскому, 1939)

Пункты	Год	Продолжительность цветения ржи (в днях)	Поражение ржи спорыньей (в %)
Сарапул . .	1926	21	7.5
Бежецк . .	1935	16	5.8
Киев . . .	1935	10	0.03
Херсон . .	1935	6	Единичные

На урожай рожков спорыньи оказывают влияние сроки цветения ржи. При длительном периоде цветения поражение колосьев спорыньей увеличивается (табл. 5).

Продолжительность периода цветения можно увеличить различными агротехническими мероприятиями (посев ржи в разные сроки, укосы ржи, различная глубина заделки семян ржи и др.). В момент своего прорастания аскоспоры и конидии спорыньи очень чувствительны к влаге, поэтому большая влажность почвы и воздуха увеличивает вторичное заражение. Массовое развитие спорыньи наблюдалось при относительной влажности воздуха до 74%. Снижение влажности на 1.5% уменьшало поражаемость ржи спорыньей на 4.5% (Владимирский, 1939).

Вторичное заражение при искусственном выращивании спорыньи на ржи находится в прямой зависимости от первичного заражения. Чем тщательнее будет проведено первичное заражение, тем больше колосьев заразится вторично. Следовательно, для повышения урожая склероциев спорыньи наша практическая деятельность должна быть направлена на усовершенствование техники первичного заражения.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. (1927). Болезни культурных растений. — Владимирский С. В. (1939). Географическое распространение и зоны вредоносного значения спорыньи на ржи в СССР. Сов. бот., 5. — Гаммерман А. Ф. (1960). Курс фармако-

гнозии. — Заболотная Е. С. (1959). Содержание алкалоидов в дикорастущей спорынье в зависимости от районов произрастания. Тр. ВИЛАР, XI. — Дорогин Г. Н. (1917). Спорынья и погода. Матер. по микол. и фитопатолог. России, 1. — Каракулин Б. П. (1938). Новое о спорынье. Природа, 7—8. — Кособуцкий М. И. (1929). Спорынья в Вотской автономной области. — Масалаб Н. А. (1941). Методы паразитного культивирования спорыньи на ржи для медицинских целей. — Муравьев И. А. (1937). Об алкалоидности союзной спорыньи. Фарм. и фармакоп., 10. — Островский Н. И., М. А. Крюкова. (1959). Полевая культура спорыньи в СССР. Мед. пром. СССР. 12. — Шасс Е. Ю. (1929). О качестве спорыньи. Хим.-фарм. журн., 17. — Bekesy N. (1956). Über die technischen und agrotechnischen Fragen der Mutterkornkultur. Pharmazie, 5. — Falck R. (1922). Über die Bekämpfung und die Kultur des Mutterkorns im Roggenfelde. Pharmazeutische Zeitung, 67—78. — Freudenberg-Rosendahl G. (1956). Zur Mutterkornerzeugung in Mitteldetschland. Pharmazie, 6. — Hecht W. (1951). Ertrags und Gehaltschwankungen bei *Claviceps purpurea*. Pharmazie, 6. — Hecht W. (1953). Zur Frage der Ausbreitung von Mutterkorn-Infektion, Die Bodenkultur, 7, 4. — Hecht W. (1956). Über die Primär-und-Sekundär-Infektionen bei *Claviceps purpurea* Tul. Abhandl. d. Deutschen Akad. Wiss. zu Berlin, 7. — Hecht M. u. W. Hecht. (1954). Vergleichende Untersuchungen über Physiologie und Chemie von Leukosklerotien bei Mutterkorn. Pharmazie, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 10

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Т. К. Гапоненков и З. И. Проценко

О ПЕКТИНОВЫХ ВЕЩЕСТВАХ И ИХ РОЛИ В РАСТЕНИЯХ

Работы Пайена (Payen, 1824, цитировано по Церевитинову, 1949) и Браконно (Braconnot, 1825), в которых сообщалось об обнаружении и выделении из растений пектиновых веществ, опубликованные 137 лет тому назад, вызвали интерес у биологов, химиков и технологов. Однако изучение химической природы этих веществ и их роли в растениях продвигалось очень медленно.

К настоящему времени, в результате совместных усилий биологов, химиков и технологов, в этой области наших знаний достигнуты определенные успехи.

В данной статье мы излагаем в виде краткой сводки главнейшие результаты изучения пектиновых веществ, не придерживаясь хронологической последовательности при цитации работ, но стремясь обратить внимание на те исследования, которые не потеряли своего значения и в наши дни.

Пектиновые вещества, как теперь установлено, это вещества исключительно растительного происхождения. Они, как впервые показал Мюльдер (G. J. Mulder, 1838, цитировано по Церевитинову, 1949), инкрустируют стенки растительных клеток и входят в состав межклеточного вещества; позже они были обнаружены в составе клеточного сока. Пектиновые вещества являются составной частью всех культурных и дикорастущих растений.

Пектиновые вещества находятся в растениях в нерастворимой и растворимой в воде формах (E. Fremy, 1848, цитировано по Церевитинову, 1949).

Не растворимая в воде форма Чирхом (A. Tschirch, 1907, цитировано по Хенглейну, 1960) была названа протопектином, а растворимая — пектином (от pectys — студень). Эта терминология пектиновых веществ используется в биологической литературе и сейчас.

Протопектин под действием ферментов или при кипячении с водой в присутствии кислот переходит в пектин. Спирт и эфир осаждают пектин из водных растворов в форме хлопьевидных осадков. Это свойство пектиновых веществ вскоре было использовано для создания методов количественного определения содержания пектиновых веществ в растениях.

Фрезениус (R. Fresenius, 1856, 1857, цитировано по Церевитинову, 1949) одним из первых провел значительную работу по определению содержания пектиновых веществ в различных растениях. Затем такую работу проводили многие исследователи, и сейчас мы уже располагаем многочисленными данными (Арасимович, 1948; Церевитинов, 1949).

Анализ всех этих данных позволил сделать ряд очень важных заключений, а именно: 1) пектиновые вещества образуются и накапливаются в растениях преимущественно в молодых еще растущих тканях; 2) в одревесневших клетках и тканях они или отсутствуют, или находятся в ничтожно малых количествах; 3) пектиновые вещества входят в состав как надземных, так и подземных органов растений; 4) во многих органах растений пектиновых веществ накапливается до 50 и более процентов от веса сухих веществ, входящих в эти органы; 5) содержание их даже в одном и том же растении непостоянно и колеблется в довольно широких пределах, в зависимости от возраста, условий роста и развития растений; 6) пектиновые вещества довольно широко распространены в природе и, по-видимому, им принадлежит значительная роль в жизнедеятельности растительных организмов.

Биологи уже давно стремились найти специфические реакции для обнаружения пектиновых веществ, но, к сожалению, и до сих пор надежных реакций не существует.

Манжен (L. Mangin, 1889, цитировано по Хенглейну, 1960) в своих работах пытался использовать реакцию кармино-красного окрашивания срезов растительных тканей рутением красным (полуторахлористым рутением). Впоследствии оказалось, что аналогичную реакцию дают и растительные слизи. Пока самым надежным методом обнаружения и количественного определения пектиновых веществ остается метод их гидролиза. При гидролизе путем кипячения с 12% HCl они распадаются с образованием CO_2 и фурфурола (Кизель, 1934; Белозерский, Проскуряков, 1951; Хенглейн, 1960).

Привлекает к себе внимание и метод, основанный на количественном учете галактуроновой кислоты, образующейся при гидролизе пектиновых веществ, с помощью реакции окрашивания карбазолом в сернокислой среде (Z. Dische, цитировано по Kertesz, 1951). Оказалось, что оптическая плотность растворов, окрашенных карбазолом, прямо пропорциональна концентрации галактуроновой кислоты.

Измерение оптической плотности довольно точно можно проводить фотоэлектрическим колориметром (ФЭК-М). Вначале в крупном масштабе строится градуировочная кривая зависимости оптической плотности окрашенных карбазолом растворов галактуроновой кислоты от ее концентрации, после чего определяют оптическую плотность исследуемого материала и по градуировочной кривой находят в нем содержание галактуроновой кислоты. Метод дает возможность определить количество галактуроновой кислоты и пектина в различных частях плодов.

Трудности изучения химической природы пектиновых веществ и установления строения их молекул задерживали и выяснение вопросов об образовании и превращении пектинов в растениях, их биологической роли в жизнедеятельности растительных организмов и значение их при хранении растительного сырья. В связи с этим задерживалось и использование пектиновых веществ в народном хозяйстве.

Надо заметить, что только через 60 лет после обнаружения и выделения пектиновых веществ из растений Тромп де Гааз и Толленс (Tromp de Haas u. Tollens, 1895) определили качественный и количественный состав пектина и сделали предположение о наличии в нем карбоксильных групп.

Зуарец (Suarez, 1917) одним из первых обнаружил в растениях d-галактуроновую кислоту, а Эрлих (Ehrlich, 1929) установил, что она входит в состав сложной молекулы пектина. К. Мейер и Г. Марк (1934) указали, что основой структуры молекулы пектина являются полигалактуроновые кислоты.

Хенглейн со своими сотрудниками (Henglein u. Schneider, 1936), а также и другие исследователи (Мейер и Марк, 1934; Штаудингер, 1935) доказали, что пектины растений являются природными высокомолекулярными органическими соединениями, состоящими из остатков d-галактуроновой кислоты, имеющими пиtевидную форму строения молекул. На конце цепи полигалактуроновой кислоты находится альдегидная группа, которая и обусловливает восстановительные свойства.

フелленберг (Fellenberg, 1918) впервые обнаружил и количественно определил метоксильные группы (от 6 до 12%). Далее в составе пектиновых веществ были обнаружены и количественно определены зольные элементы — кальций, магний, железо и др.

Карбоксильные группы полигалактуроновых кислот могут быть частично этерифицированы, частично соединены в форме солей с поливалентными катионами. Некоторое количество карбоксильных групп остается свободным, обусловливая кислотный характер пектинов.

Таким образом было установлено, что пектины могут отличаться друг от друга степенью полимеризации, этерификации и количеством мостиков, образуемых поливалентными катионами; иначе говоря, молекулярным весом.

Безусловно, еще более сложно построены молекулы протопектина. Сухарина (Sucharipa, 1925), основываясь на свойствах протопектина (нерастворимости в воде и в реактиве Швейцера), предложил методику его получения из растений. Анализ получаемого по этой методике протопектина показал, что он состоит из d-галактуроновой кислоты, метилового спирта, уксусной и фосфорной кислот, целлюлозы, пентозанов — арбана или ксилана, гексозанов, зольных элементов — кальция, магния, железа и др.

В настоящее время можно составить лишь приблизительную модель строения молекул протопектина (см. схему) с учетом уже выясненных и еще невыясненных связей между отдельными фрагментами, входящими в его состав. С полным основанием можно сделать заключение, что молекулярные веса протопектинов гораздо выше молекулярных весов пектинов.

На основании полученных сведений о химической природе и строении пектиновых веществ растений представляется возможность ввести новую, наиболее удобную классификацию их (Хенглейн, 1960).

1. Протопектин — нерастворимый в воде пектин растений, состоящий из целой сети пектиновых ценочек, образованных в результате соединения поливалентных ионов со свободными карбоксильными группами, фосфорокислыми мостиками и другими связями с сопутствующими веществами. Предполагают (Сосновский, 1948, 1949), что свободные карбоксильные группы являются местом присоединения целлюлозы.

2. Пектин — водорастворимое, студнеобразующее вещество, свободное от целлюлозы, состоящее из частично или полностью метоксилированных полигалактуроновых кислот.

3. Пектиновая кислота — полностью деметоксилированный пектин, состоит из смеси полимергомологов полигалактуроновой кислоты.

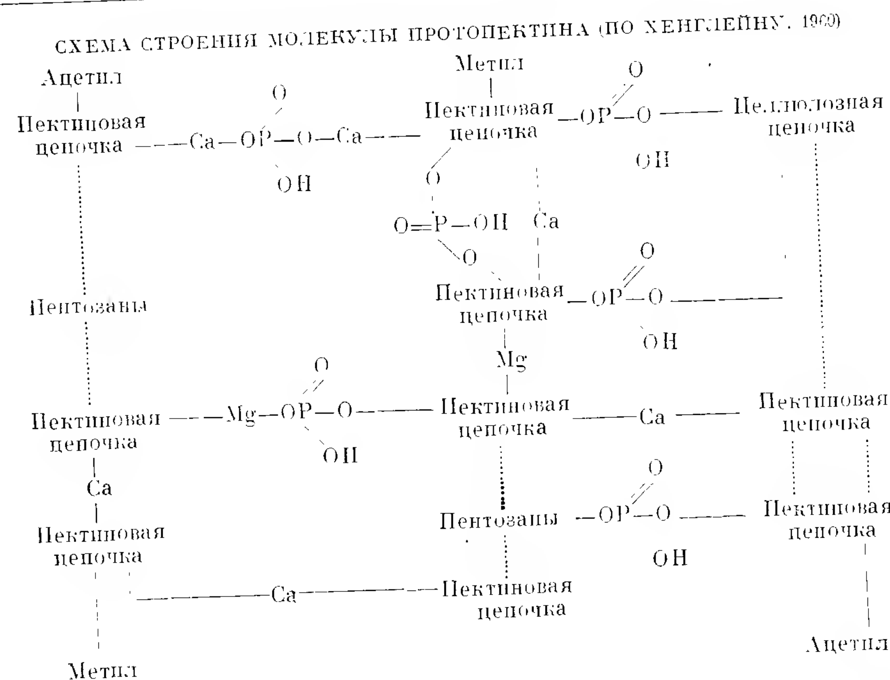
4. Пектаты — соли полимергомологов полигалактуроновой кислоты (пектиновой кислоты).

5. Пектинаты — соли пектинов.

6. Пектиновые вещества — смеси всех вышеперечисленных форм и сопутствующих веществ.

Приведенная классификация позволяет гораздо глубже и достовернее рассмотреть интересующие нас вопросы.

СХЕМА СТРОЕНИЯ МОЛЕКУЛЫ ПРОТОПЕКТИНА (ПО ХЕНГЛЕЙНУ, 1960)



Несмотря на то что пектиновые вещества входят в состав большинства растений, биосинтез их еще до сих пор мало изучен. Мейер и Марк (1934) указывают на возможность образования пектиновых веществ путем окисления галактанов. А. Р. Кизель с сотрудниками (1936) предложил метод пофракционного определения *d*-галактуроновой кислоты в растениях. Нами (Гапоненков, 1957) этот метод использован для выяснения биосинтеза пектиновых веществ в растении сахарной свеклы первого года жизни по периодам вегетации. Установлено, что основным исходным веществом для биосинтеза пектиновых веществ является *d*-галактуроновая кислота, которая образуется в ассимилирующих органах растений, и оттуда идет ее отток во все остальные органы.

По мере вегетации сахарной свеклы содержание свободной *d*-галактуроновой кислоты во всех органах растений уменьшается, и ко времени уборки она почти вся сосредоточивается в протопектине. Во второй год жизни сахарной свеклы наблюдается значительное уменьшение пектиновых веществ и, соответственно, увеличение целлюлозы и пентозанов (Гапоненков, 1950). При этом происходит изменение структуры корня. Он становится наиболее деревянистым. Такие изменения в структуре корня возможно объяснить исключительно процессами превращения одних веществ в другие.

В связи с этим представляют интерес высказывания Мейера и Марка (1934) о возможности превращения пектиновых веществ в пентозаны — арабан и ксилан путем декарбоксилирования и в лигнин путем ангидридизации и восстановления (Ehrlich, 1930).

В. В. Арасимович (1960) отмечает, что в плодах кормового арбуза галактуроновая кислота, поступающая из ассимилирующих органов растений, полимеризуется, метилируется и образуется водорастворимый пектин. По мере развития плода часть полигалактуроновой кислоты расходуется на структурные элементы клеток, соединяясь с целлюлозой и образуя нерастворимые Ca—Mg соли. Замечено, что образовавшиеся пектиновые вещества откладываются в различных частях растения, даже в одном органе, неравномерно. Например, как установлено, в плодах кормового арбуза содержание их увеличивается в направлении от центра к периферии (Арасимович и Рапк, 1958; Балтага, 1959, 1960).

Нами (Гапоненков, 1953) выявлена обратная зависимость в распределении в корне сахарной свеклы сахарозы и пектиновых веществ. Образование и накопление пектиновых веществ в растениях находится в зависимости от условий роста и развития растений. При оптимальном обеспечении влагой растений сахарной свеклы в корне образуется и накапливается пектиновых веществ гораздо меньше, чем при ее недостатке (Гапоненков, 1940).

Условия, определяющие явление засухи, способствуют биосинтезу пектиновых веществ, которые придают растению в целом наибольшую засухоустойчивость (Баринова, 1937, 1944).

Процессы образования, распада и превращений пектиновых веществ в растениях осуществляются с помощью ферментов. Некоторые из них сейчас изучены. Так, например, протопектиназа расщепляет протопектин до пектина, пектаза пектин деэтерифицирует, а пектиназа расщепляет глюкозидную связь. Установлено, что ферментативное расщепление идет ступенчато, вплоть до образования моногалактуроновой кислоты (Гапоненков, 1954).

Анализ гидролизатов, полученных при воздействии на пектин пектиназой, показал, что в них содержатся тетра-, три-, ди- и моногалактуроновые кислоты (Гапоненков и Проценко, 1960). Удаление метоксильных групп и зольных элементов из молекулы пектина вызывает наиболее быстрое и полное расщепление пектина до конечных продуктов, вплоть до образования *d*-галактуроновой кислоты. Свободные карбоксильные группы способствуют разрыву глюкозидных связей в цепи молекулы пектина.

Зольные элементы, в особенности полуторные окислы, увеличивают устойчивость пектиновых веществ к ферментам (Гапоненков, 1954). Таким образом, накопление зольных элементов в протопектине, в особенности железа, ведет к тому, что протопектин и, следовательно, все растение в целом, приобретает устойчивость к различным заболеваниям.

В этом отношении представляют большой интерес работы С. А. Бариновой (1946) и Н. А. Шишеловой (1948). Установлено, что растения поражаются в первую очередь лишь теми микроорганизмами, которые продуцируют пектиноразлагающие ферменты.

При отмирании растений и попадании их в почву они будут разлагаться тем быстрее, чем больше будет находиться в ней микроорганизмов, продуцирующих пектиноразлагающие ферменты. Отсюда надо полагать, что пектиновые вещества растений играют немаловажную роль в гумусообразовании и образовании структуры почв. Химический анализ корневых систем многолетних и однолетних бобовых и злаков, проведенный нами (Гапоненков, Мухортов и Станиславская, 1958), показал, что корневые системы бобовых содержат значительное количество пектиновых веществ (до 12%), а в корневых системах злаков они или отсутствуют, или находятся в ничтожно малых количествах.

Как известно, корневая масса бобовых разлагается в почве значительно быстрее, чем корневая масса злаков. Многие анаэробные бактерии вызывают брожение пектиновых веществ, при этом они, не затрагивая целлюлозы, образуют масляную, уксусную и другие кислоты. Этот процесс широко используется в практике при первичной обработке льна, конопли, кендыря и других растений.

Считается (Kertesz, 1951), что благодаря значительному содержанию пектинов в многолетних тканях и быстрому разрушению их под влиянием пектолитических ферментов не происходит скопления этих тканей в огромном количестве при их отмирании.

Находящийся в растениях протопектин склеивает (цементирует) клетки и образует ткани. Он в сочетании с целлюлозой и другими сопутствующими веществами придает растению пластичность.

Протопектин обладает большой способностью к набуханию и связывает значительное количество воды, находящейся в живых растительных организмах (Гапоненков, 1950). Могучие силы набухания, как отмечал С. П. Костычев (1937), имеют существенное значение для процессов роста и передвижения воды по растению.

Мейер и Марк (1934) приписывают протопектину роль носителя запаса воды в растениях. По их мнению, он выполняет в растении функцию, сходную с функцией гидрофильных белков в живом организме. Протопектин в набухшем состоянии предохраняет плазму растительных клеток от обезвоживания и обусловливает стойкость растений в неблагоприятных условиях внешней среды (Алексеев, 1948). Протопектин снабжает водой молодые, еще растущие ткани растений.

Существует в литературе мнение, что протопектин выполняет и роль температурного буфера (Алексеев, 1948). Пектин играет роль стабилизатора клеточного сока.

По-видимому, роль пектиновых веществ в жизнедеятельности растительных организмов очень разнообразна, и до конца она еще не изучена.

Подтверждена (Knight и др., 1961) прямая зависимость катионно-обменной способности корней растений от количества уроновых кислот; тип почвы при этом не сказывается. Величина катионно-обменной способности у корней двудольных оказалась приблизительно вдвое выше, чем у однодольных, что связано с высоким содержанием у первых галактуроновой кислоты.

Показано (Арасимович, 1958; Арасимович, Васильева, 1960), что не только крахмал, но и другие полисахариды, как гемицеллюлозы и пектиновые вещества, служат источником увеличения сахаристости, которое наблюдается в начальный период хранения плодов.

Пектиновые вещества имеют огромное значение при хранении и консервировании растительных продуктов. Так, например, в производстве сушеных плодов и овощей протопектин повышает их способность к набуханию и развариванию (Рубин, 1946а, 1946б, 1949). При цельноплодном консервировании протопектин обеспечивает достаточную прочность структуры мякоти, твердость ткани.

Комплекс пектинов у этой формы растений должен содержать не только минимальное количество растворимых соединений, но и обладать достаточно высокой стабильностью. Пектины должны сохранять свои исходные свойства и после длительной термической обработки. Протопектин задерживает увядание и способствует более длительному хранению растительного сырья (например, корней сахарной свеклы). Увядание растений, происходящее при их хранении, способствует наиболее быстрому поражению микроорганизмами и при расщеплении протопектина происходит мацерация расти-

тельных тканей (Рубин, 1946б). В результате мацерации образуется бесформенная масса, непригодная к переработке или к употреблению в качестве пищи.

На содержание и состав пектиновых веществ оказывают влияние замерзание и последующее оттаивание корня сахарной свеклы. При этом происходят изменения в структурных элементах клеточной протоплазмы и усиливается действие пектолитических ферментов корня.

С большим основанием можно предполагать, что положительная роль протопектина зависит от строения его молекулы. Протопектин в растении, образуя определенной структуры и довольно прочный каркас, создает условия для роста и развития растения благодаря большой водоудерживающей способности. Нарушение этого каркаса путем расщепления молекулы протопектина ферментами приводит к указанным выше последствиям.

В настоящее время изыскиваются практические пути использования пектиновых веществ растений в народном хозяйстве, в особенности в пищевой промышленности.

В литературе встречаются указания, что пектиновые вещества растений, проходя по желудочно-кишечному тракту человека, не претерпевают существенных изменений. Пектин при наличии свободных карбоксильных групп образует с ядовитыми металлами металлические производные и способен их выводить из организма. Таким образом он может быть использован в профилактическом и лечебном питании (Kertesz, 1951). В пищевых продуктах (майонез, масляные эмульсии) пектин играет роль эмульгатора. Пектин, прибавленный в тесто, задерживает высыхание хлеба, в молоко — предотвращает свертывание при прокисании. Особенно важным свойством пектина является способность его образовывать вместе с сахаром и кислотой студни. Поэтому он находит применение в кондитерской промышленности. Нитропектин дает волокна, пленки. Пектиновые растворы очень часто используются в качестве клея.

Подводя итоги, можно сказать, что изучение изложенных вопросов имеет теоретический и практический интерес. Однако изучение пектинов не только не доведено до конца, но еще очень многое остается невыясненным. Мы не теряем надежды, что проблема пектинов вызовет к себе интерес и привлечет к участию в ее разрешении многих исследователей.

Литература

Алексеев А. М. (1948). Водный режим растений и влияние на него засухи. — Арасимович В. В. (1948). Пектиновые вещества растений. Биохимия культурных растений, 8. — Арасимович В. В. (1958). Превращение углеводов в яблоках при длительном хранении. В сб.: Биохимия плодов и овощей, 4. — Арасимович В. В. (1960). Пектиновые вещества кормового арбуза. Молдавск. н.-и. инст. орошаемого земледелия и овощеводства. Труды, 2. — Арасимович В. В., Л. А. Васильева. (1960). Превращения углеводов в яблоках при длительном хранении. Сообщение 2. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, 2. — Арасимович В. В. и С. Я. Ранк. (1958). Пектиновые вещества бахчевых. Сообщение 1. Образование и превращение пектиновых веществ в плодах бахчевых. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, 5. — Балтага С. В. (1959). Сортовая характеристика кормовых арбузов по содержанию и локализации пектиновых веществ в плодах. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, 5. — Балтага С. В. (1960). Биохимическое исследование кормового арбуза как нового источника пищевого пектина. Диссертация. Кишинев. — Баринова Р. А. (1937). Динамика углеводно-коллоидного комплекса как фактор засухоустойчивости сахарной свеклы. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1. — Баринова Р. А. (1944). Роль коллоидов в засухоустойчивости сахарной свеклы. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1. — Баринова С. А. (1946). О расщеплении пектина ферментами микроорганизмов. Микробиолог., 15, 4. — Белозерский А. Н., Н. И. Проскуряков. (1951). Практическое руководство по биохимии растений. — Гапоненков Т. К. (1940). Содержание пектиновых веществ в сахарной свекле по периодам ее роста в зависимости от полива и удобрений и свойства этих веществ. Зап. Воронежск. с.-х. инст., 18, 2. — Гапоненков Т. К. (1950). Пектиновые вещества как показатель качества сахарной свеклы. Докт. диссерт., Воронеж. — Гапоненков Т. К. (1953). Изменчивость пектиновых веществ во время хранения сахарной свеклы. Сахарная промышленность, 11. — Гапоненков Т. К. (1954). О расщеплении пектиновых веществ растений ферментами микроорганизмов. Микробиолог., 23, 3. — Гапоненков Т. К. (1957). О биосинтезе пектинов в растениях. Биохим., 22, 3. — Гапоненков Т. К., Я. И. Мухортов, Т. К. Станиславская. (1958). Влияние однолетних растений на накопление органического вещества и структуру почвы. Земледелие, 1. — Гапоненков Т. К. и З. И. Проценко. (1960). О расщеплении пектиновых веществ ферментами микроорганизмов и химической природе конечных продуктов. Микробиолог., 29, 5. — Кизель А. Р. (1934). Практическое руководство по биохимии растений. Кизель А. Р. и Р. Яцына. (1936). К вопросу об образовании пектиновых веществ в растении. Бюлл. МОИП, 45. — Костычев С. П. (1937). Физиология растений, 1. — Мейер К. и Г. Марк. (1934). Строение высокополимерных органических естественных соединений. — Рубин Б. А. (1946а). Биохимические основы хранения овощей. — Рубин Б. А. (1946б). Хранение сахарной свеклы. — Рубин Б. А. (1949). Мичуринское учение и некоторые вопросы биохимии. Изв. АН СССР, сер. биолог., 6. — Сосновский Л. Б. (1948). Новые данные в химии и технологии пектина. Пищевая промышленн., 9. — Сосновский Л. Б. (1949). Современные вопросы химии пектиновых веществ. В сб.: Коллоиды в пищевой промышленности, 2. — Хенглейн Ф. (1960). Пектины. В кн.: Биохимические методы исследования растений. — Церевитинов Ф. В. (1949). Химия и товароведение свежих плодов и овощей, I. — Шишелова Н. А. (1948). Роль протопектиназы в инфекционном процессе растений. Микробиол., 17. — Штаудингер Г. (1935). Высокомолекулярные соединения. — Braconnot H. (1825). Recherches sur un nouvel acide universellement repandu dans tous les vegetaux. Ann. Chim. et phys., 28. — Ehrlich F. (1930). Die Chemie des Pectins und seine Beziehungen zur Bildung der Inkrusten der Cellulose. Chem. Zentrallbl., 1. — Ehrlich F. u. F. Schubert. (1929). Chemie der Pectinstoffe. Tetragalacturonsäure aus der Zuckerrübe. Berichte der Deutschen chem. Gesellsch., 62. — Fellenberg T. (1918). Über die Konstitution der Pectinstoffe. Biochem. Zeitschr., 24. — Henglein F. A. u. G. Schneider. (1936). Über die Veresterung von Pectinstoffe. Berichte der Deutschen chemischen Gesellschaft, 69. — Kertesz L. I. (1951). The Pectic substances. — Knight A. H., W. M. Crooke, R. H. Inkson. (1961). Cation-exchange capacites of tissues of higher and lower plants and their related uronic acid contents. Nature, 192, 4798. — Suarez M. L. (1917). Ein Isomerie der Glucuronsäure. Chemiker Zeit., 41. — Sucharipa R. (1925). Die Pectinstoffe. — Tromp de Haas R. W. u. B. Tollens. (1895). Untersuchungen über Pectinstoffe. Justus Liebigs Annalen der Chemie, 286.

Воронежский
сельскохозяйственный
институт.

(Получено 14 V 1962).

О. И. Камышко

ОБЗОР РАБОТ ПО МИКОФЛОРЕ ПОЧВ СССР. II

В первом сообщении, помещенном в № 4 «Ботанического журнала» за 1962 г., были объединены работы эколого-географического характера по следующим вопросам: распределение видов, родов или групп грибов по различным географическим районам или типам почв; сезонные изменения микологического населения почвы; распределение грибов по почвенным горизонтам; взаимоотношение грибов и других микроорганизмов почвенных ценозов; влияние растительности на микофлору, в том числе работы по микофлоре леса и роли грибов в разложении растительных остатков, работы по грибам ризосферы, а также исследования, вскрывающие влияние обработки, удобрения почвы и севооборотов на почвенное миконаселение и работы, посвященные целлюлозоразрушающим почвенным грибам. Продолжая обзор, перейдем к работам, вскрывающим атагонистические особенности почвенных грибов. С развитием промышленности антибиотиков этот вопрос приобрел особую актуальность. В поисках почвенных грибов — продуцентов антибиотиков — изучались их антагонистические свойства, появились работы по выявлению видового состава грибов антагонистов, изучались сравнительные характеристики грибов антагонистов из различных географических районов. Выявлялись факторы, влияющие на формирование антагонистических свойств как защитных свойств организма и, наконец, работы, связывающие антибиотические свойства грибов с почвенной структурой.

Данные по антагонистической и антибиотической активности почвенных грибов различных географических районов приводятся в следующих работах.

А. П. Ордин (1952 г.) изучал антагонистическое действие грибов, выделенных из почв Московской области на фитопатогенные бактерии — *Bacterium aroideae* Tows., *B. carotovorus* (Jones) Burw. — полусапрофиты, возбудители мягкой гнили многих растений, и на *B. vesicatorium* — возбудителя черной пятнистости томатов. Грибы были выделены из парниковых почв, почв лиственного и хвойного леса и из целинных почв. Антагонистическая активность грибов испытывалась штриховым методом. Среди выделенных антагонистов один вид относится к *Aspergillus niger*, остальные к роду *Penicillium*; большинство пенициллов являлись представителями секций *Asymmetrica* и *Biverticillata-symmetrica*. Чаще всего встречались штаммы видов *P. namyslowski* Zal. (72 штамма), *B. porraceum* Biour. (28 штаммов) и *P. rubens* Biour. (27 штаммов). Наибольшее количество грибов-антагонистов выделено из парниковой почвы, меньше всего их содержалось в целинной почве.

Пенициллы, проявившие себя антагонистами на искусственной среде, проявляли активность и в почве. Внесенные в почву они снижали поражаемость растений, вызывали быструю гибель бактерий.

О. П. Авраамова, Г. В. Гаврилова и М. А. Свешникова (1953) исследовали почвы в двух географических зонах — в Подмосковье и на Южном берегу Крыма. Задачи исследования заключались в выявлении грибов-антагонистов в ризосфере и вне ризосферы для обоих географических точек. Было установлено, что количество грибов-антагонистов, выявленных в пределах одной географической зоны из ризосферы и вне ее, примерно одинаково, однако наблюдаются различия при сравнении изученных зон. На юге антагонистов встречается больше, их спектр действия шире и они обладают большей силой антагонизма.

Исследование грибов рода *Penicillium* в ризосфере *Ranunculus acer* и *Achillea millefolium* проводили Т. П. Сизова и В. П. Силина (1955). Выявлено, что ризосферам этих двух растений присущи определенные виды рода *Penicillium*. Так, в ризосфере *Achillea millefolium* встречались виды: *P. velutinum*, *P. terreus*, *P. cyclopium*, *P. variabili*, *P. implicatum*, *P. restrictum*, являющиеся в основном продуцентами пенициллина, а из ризосферы *Ranunculus acer* выделялись: *P. thomii*, *P. frequentans*, *P. cyaneofulvum* — продуцирующие патулин.

В дальнейшем Т. П. Сизова и Э. А. Штакова (1956), наблюдая микофлору ризосферы березы и антагонистическую активность ризосферных грибов в зависимости от возраста дерева, пришли к выводу, что микофлора ризосферы накапливается с возрастом березы, достигая максимума к 40—50 годам жизни дерева. Наиболее распространены среди ризосферных грибов виды рода *Penicillium* (около 53%), из которых чаще встречаются представители секций *Asymmetrica*, *Brevi-compactum*, *Divaricata*, *Fasciculata*, особенно виды *P. brevi-compactum* Dierckx, *P. nigricani* (Bain.) Thom. и *P. martensii* Biourge. Из других грибов широко представлен род *Trichoderma* (около 19%), особенно *T. koningii* Ond.

Антагонистическая активность выделенных пенициллов проявлялась чаще всего к гнилостным фитопатогенным бактериям.

Приуроченность видов к возрасту дерева не установлена, но в отношении антагонистов отмечается, что их значительно меньше в ризосфере старых деревьев.

Т. П. Супрун (1956) выделила из лесных почв Подмосковья новый гриб *Penicillium silvaticum*, проявлявший антагонистическую активность к *Staphylococcus aureus* 209, *Bacterium coli* и *Neurospora sitophila*.

Т. П. Сизова и Т. П. Супрун (1957) выделили из лесных почв Подмосковья и почв Средней Азии новый вид гриба, принадлежащий к новому роду *Coremiopsis rosea*; штаммы, выделенные из азиатских почв, проявляли антагонистическую активность к *Staphylococcus aureus* и *Neurospora sitophila*.

Изучением продуцентов антибиотиков из грибов рода *Penicillium* занималась Г. В. Кочеткова (1957), исследовавшая штаммы, выделенные из почв Заполярья, окрестностей Москвы и почв гор Кавказа. В различных почвах одной зоны не обнаружено существенных колебаний в количестве антагонистов, но заметно возрастание состава и количества антагонистов в направлении с севера на юг. В своей работе автор фиксировал внимание на видах, продуцирующих пенициллин. Продуценты этого антибиотика широко представлены в северных почвах и процент их резко падает в почвах субтропиков. С подъемом местности число таких грибов увеличивается. В субтропических почвах обнаруживается способность продуцентов пенициллина подавлять развитие *Bacterium coli*.

Всего было выделено 12 видов образующих пенициллин, девять из них относятся к серии *P. chrysogenum*, два относятся к серии *P. citrinum* и один вид к секции *Biverticillata symmetrica*.

О. П. Камышко (1958, 1960), изучая антибиотическую активность почвенных грибов Ленинградской области, в первый год исследований выделила 309 штаммов грибов, принадлежащих к 82 видам. Во второй — 629 штаммов, относящихся к 108 видам. В основном выделенные виды относились к группе *Fungi imperfecti* порядка *Hyphales*. Испытание проводилось методом наложения блоков на газон тесткультур, в качестве которых испытывалось 8 микроорганизмов. Из выделенных грибов около 22% проявили антагонистическую активность к одному или нескольким тестмикробам. Различные штаммы одного вида обладали различной способностью к антагонистической активности, а иногда и к различным спектрам действия. Наиболее часто активность проявлялась у видов *Aspergillus clavatus* Desm., *A. fumigatus* Fres., *Gliocladium ammoniphilum* Pidopl., *G. fimbriatum* Gilman and Abb., *G. roseum* (Link) Bain., *Penicillium chrysogenum* Thom и *Trichoderma lignorum* (Tode) Harz.

В результате дальнейших работ с выделенными антагонистами, был описан новый антибиотически активный гриб *Penicillium proteolyticum* Kamyschko (Камышко, Ефимова и Малышкина, 1960). Антибиотическое вещество его обладает широким спектром биологического действия, находится в нативном растворе, в чистом виде выделено не было.

Исследование антагонистической активности грибов родов *Penicillum* и *Aspergillus*, выделенных из почв Сахалина и Приморья, проводил Р. И. Тумаркин (1958). Антагонистическая активность испытывалась по отношению к *Staphilococcus aureus* методом наложения блоков. Автор приходит к выводу, что антагонисты среди исследуемых грибов чаще встречаются в горно-лесных дерновых почвах.

В результате исследования морфологических и антагонистических свойств 84 штаммов *Penicillium chrysogenum* Thom и *P. notatum* Westl., выделенных из почв раз-

личных районов, З. Э. Беккер и Р. А. Максимова (1958) выявили два основных экотипа — равнинный и высокогорный. Штаммы равнинного типа имеют типичный для секции *Asymmetrica* разветвленный конидиеносец и более ярко выраженную активность к грам-отрицательным бактериям (что связано со способностью продуцировать нотатин), чем у штаммов северных широт и высокогорий, отличающихся преобладанием симметричных форм конидиеносцев.

Авторы констатируют, что формы изменчивости вида *P. chrysogenum-notatum* (*P. chrysogenum* и *P. notatum*, по мнению авторов, являются разновидностью одного вида) выходят за пределы секции *Asymmetrica velutina*. Это дает повод сомневаться в филогенетической природе системы рода *Penicillium* и позволяет предполагать, что она построена в основном на экологических формах.

З. Э. Беккер, М. В. Платонова и Т. И. Супрун (1959) изучили антагонистические свойства и количественное соотношение грибов, выделенных из почв Подмосковья и Центрального Тянь-Шаня, находящихся на различных этапах почвообразовательного процесса. Антагонистическая активность грибов проверялась по отношению к грибам и к грам-положительным и грам-отрицательным бактериям. Изучение видового состава почвенных грибов выявило последовательную замену одних видов другими в почвах, находящихся на разных стадиях почвообразовательного процесса, и наличие определенных доминирующих форм микроорганизмов в каждом типе почв. Антагонистические свойства грибов в каждой популяции зависели от этих доминирующих форм и соответствовали имеющимся представлениям о роли различных микроорганизмов в последующих этапах почвообразования. Антибиотическая активность грибов является фактором приспособительным. Антибиотические вещества участвуют в процессе почвообразования.

Беккер и Супрун (1960) исследовали почвенную микофлору лесов Дальнего Востока, принадлежащих к 4 различным поясам растительного покрова Амурской области. Выявлено, что видовой состав грибов легче сопоставить с типами изучаемых почв, чем с поясами растительности. Все исследованные лесные почвы могут быть сведены к трем почвенным типам: бурые лесные почвы, подзолистые и торфянисто-глеевые. Каждому типу почв соответствует видовой состав грибов. Для бурых почв характерны виды *Penicillium decumbens* Thom и *P. janthinellum* Biourg., для торфянисто-глеевых и подзолистых — *P. thomii* Maire, *P. spinulosum* Thom и *P. nigricans* Thom. Для глубоких слоев почвы характерны: *P. brevi-compactum* Dierckx, виды близкие к *P. chrysogenum* Thom и виды пенициллов из секции *Asymmetrica fasciculata*. Изучалась антагонистическая активность всех выделенных видов по отношению к *Staphilococcus aureus*, *Bacterium-coli* и *Neurospora sitophila* методом наложения агаровых блоков.

Антагонистические свойства грибов изменялись в соответствии с изменением микофлоры в почвах. В верхних слоях лесной бурой почвы преобладали антагонисты с антифунгальной активностью, в подзолистой и торфяно-глеевой почве антагонисты с антибактериальным действием. Исследованная микофлора различных типов почв и ее антагонистические свойства сходны с микофлорой соответствующих почв Подмосковья.

Авторы отмечают постепенное изменение видового состава и антагонизма грибов трех типов почв в такой последовательности: бурые лесные—подзолистые—торфянисто-глеевые почвы.

Работа Беккер (1959) вскрывает связь структуры гумуса со строением антибиотических веществ, выделяемых грибами. Автор на большом фактическом материале сопоставляет данные по выделению грибов — продуцентов антибиотиков из различных почв Советского Союза. В результате анализа установлено, что антибиотические вещества, продуцируемые грибами антагонистами, в большинстве случаев циклической структуры различной степени сложности. В основу структуры почвенного гумуса входят циклические соединения типа хинонов. Для выяснения вопроса об участии грибных организмов в построении ароматического скелета гумуса автор проследил встречаемость продуктов грибных антибиотиков в почвах, содержащих различное количество гумуса. В более гумусных почвах преобладают продуценты антибиотиков с более сложной полициклической структурой. Изменение количества продуцентов антибиотиков с менее сложной структурой соответствует изменению содержания в гумусе фульвокислот, а количество продуцентов с более сложным строением антибиотиков сходно с изменением содержания в гумусе гуминовых кислот. Автор предполагает, что грибы принимают участие в образовании гумуса.

Экспериментальные исследования А. Г. Романковой и Е. А. Наголюк (1959) подтверждают участие почвенных грибов в процессах биосинтеза гуминоподобных соединений. Образование этих веществ грибами зависит от источника азотистого и углеродного питания и от наличия в среде кальция. Лучшие результаты были получены на средах, содержащих смесь минерального азота с органическим, а в качестве источников углерода благоприятно влияли на образование гуминоподобных соединений дубильные и пектиновые вещества.

В следующей работе Романковой и Наголюк (1960) указывается, что почвенные плесневые грибы образуют гуминоподобные и фульвоподобные соединения в зависимости от питательной среды, в частности от форм азота и доз фосфора. Фенил-аланин, аминокапроновая кислота и тирозин повышают биосинтез гуминоподобных соединений. Обычно принято связывать процесс образования гуминоподобных соединений

со стадией автолиза мицелия, т. е. с подщелачиванием. По данным авторов, гуминоподобные соединения образуются на среде, содержащей усиин в условиях низкого значения pH. Образование гуминоподобных соединений стимулирует присутствие микроэлементов Mn^{++}, Co^{++} и Zn^{++}.

Несколько работ посвящено методике исследования почвенной микофлоры. В. Я. Частухин (1945, 1952, 1953) в своих работах приводит методы изучения участия отдельных грибов и грибных комплексов в процессах разложения растительных остатков. Т. Н. Шкляр (1953) предлагает для изучения микофлоры почв применять посев почвы на отрезки стерни, а также улавливать грибы из почвы на стерню и на пластинки обрастания с целлюлозными струпами. В. Р. Ластинг и Д. Б. Гурфельд (1956) рекомендуют для выявления и учета грибной флоры использовать неподкисленное сусло с внесением в него стрептомицина. Сизова и Супрун (1958) опубликовали литературный обзор основных методов изучения почвенной микофлоры. Последовательные этапы работ при поисках почвенных грибов — продуцентов антибиотиков освещают в своих работах Супрун и Беккер (1957, 1959).

Особое положение занимают работы по отдельным видам почвенных грибов в связи с их участием в оструктуривании почвы, в оздоровлении ее или, наоборот, в связи с их токсичностью или с выживаемостью в почве.

Исследуя энзиматические и биологические особенности некоторых почвенных грибов, Е. Г. Радзиевский (1939) пришел к выводу о возможности применения грибов *Trichoderma lignorum* и *Aspergillus niger* в качестве эффективных биохимических структурообразователей почвы. П. К. Коваль (1939) пишет, что при внесении в солонцеватоосолоделые почвы гриба *T. lignorum* улучшается структура почвы и повышается ее плодородие.

Внимание фитопатологов привлекает использование почвенных грибов антагонистов для оздоровления почвы. И. И. Канивец и И. И. Корнеева (1938) установили, что внесение в почву гриба *Trichoderma lignorum* способствует образованию прочной структуры почвы, улучшает питательный режим культивируемой на данной почве свеклы, повышает ее урожайность. Под влиянием внесенного в почву гриба изменяется состав микофлоры — уменьшается количество грибов *Mucor* и *Penicillium*. Наибольший эффект вызывает внесение гриба *T. lignorum* в комплексе с *Aspergillus niger* и с азотобактером. И. И. Канивец (1937, 1940), И. И. Канивец, А. В. Омельчук и Е. Г. Харитонов (1940) показали, что в результате внесения в почву гриба *T. lignorum* снижается поражение свеклы корнеедом, повышается устойчивость зерновых культур к ржавчине и улучшается структура почвы.

Н. С. Федоринчик (1950), Н. С. Федоринчик и Р. Н. Вандерфлакс (1954) выявили, что при совместном культивировании в искусственных условиях гриба *Trichoderma lignorum* и целого ряда грибов факультативных паразитов высших растений развитие последних было подавлено. Гриб *Trichoderma*, внесенный в почву, стимулирует развитие высших растений, повышает их урожай. Авторы разработали метод приготовления и применения гриба *Trichoderma* в торфе в смеси с гранулированными удобрениями.

Т. В. Пестинская (1954, 1958) пишет о роли сапрофитных грибов, как о факторе, подавляющем в почве развитие полупаразитной флоры. Грибы родов *Penicillium* и *Cladosporium* подавляют развитие возбудителей корнееда свеклы. Накопление сапрофитной микофлоры в почве достигается выращиванием культур с богатой корневой системой, которая после уборки урожая остается в почве и разлагается сапрофитными грибами, способствуя их накоплению. Об антагонистической активности гриба *Trichoderma lignorum*, подавляющего в почве развитие грибов *Fusarium*, пишет В. В. Калыныш (1956).

Г. Н. Портнова-Перминова (1956) исследовала влияние продуктов жизнедеятельности почвенных грибов *Trichoderma lignorum*, *Penicillium* sp. и *Mucor* sp. на культуру синезеленых водорослей, развитие которых при этом подавлялось. В свою очередь продукты жизнедеятельности водорослей подавляли развитие грибов. Автор делает выводы, что многие почвенные грибы и водоросли оказывают взаимно антагонистическое действие в почве.

В. В. Упитс (1956) проводил испытание антагонистического действия гриба *Trichoderma lignorum* на возбудителей заболевания капусты черной ножкой. В результате обработки семян культурой гриба заболевание снижалось в 2—3 раза.

А. Вернер, П. Малышкин и Н. Квит (1941), исследуя возможность сохраняемости полупаразитных грибов в стерильной и нестерильной почве выявили, что в нестерильной почве полупаразитные грибы исчезают, в то время как *Trichoderma lignorum* хорошо сохраняется и развивается.

В. И. Билай и В. Е. Зиневич (1958), изучая антибиотическую активность культур *Trichoderma*, не считают возможным объяснить антагонизм этих грибов в почве способностью продуцировать глиотоксин, а видят его в способности выделять антибиотически активные летучие вещества.

Влияние почвенных грибов и актиномицетов на клубеньковые бактерии изучал Л. М. Доросинский (1949). Совместное культивирование в почве клубеньковых бактерий с грибами не отразилось на росте бактерий, хотя такие грибы, как *Mucor racemosus*, *Penicillium silvaticum*, *Mucor humicola* и *Aspergillus niger* проявляли антагонизм к клубеньковым бактериям.

Изучая причину льноутомления почвы, Шкляр (1957) объясняет это явление накоплением в почве токсичных веществ, выделяемых грибами *Stachybotrys alternans*, *Acremoniella* sp. и *Fusarium* sp., характерными для льняного поля.

Т. Г. Мирчинк (1957) выявила следующие грибы, обусловливающие токсичность дерново-подзолистой окультуренной почвы: *Penicillium cyclopium*, *P. nigricans*, *P. paxilli*, *P. janthinellum*, *Trichoderma lignorum* и некоторые виды *Fusarium*. Токсичность этих грибов вырабатывается непосредственно в почве при внесении в нее незначительного количества органического вещества. Известкование и внесение навоза снижают общее количество грибов и количество токсичных форм. Продолжая эти исследования, Т. Г. Мирчинк и И. В. Асеева (1959) выделили в дерново-подзолистой слабо окультуренной почве токсичные грибы *Penicillium cyclopium*, *P. purpurogenum*, *P. nigricans* и *P. jantinellum*, подавляющие или сильно задерживающие развитие проростков пшеницы.

Обзор отечественной литературы по почвенным микрогрибам раскрывает направления в исследованиях этого вопроса. Изучение почвенной микофлоры связано не только с процессами почвообразования, но, и это главное, с проблемами плодородия почвы. Вот почему почвенная микофлора с каждым годом привлекает все больший интерес ученых. Число исследователей по упомянутому вопросу непрерывно растет и возрастает их глубина. В этих работах вскрываются закономерности эколого-географического распределения грибов в почве, формирования грибного комплекса в связи с почвообразовательными процессами, становление микроценозов, свойственных каждому типу почвы, ибо только в исторически складывающихся взаимоотношениях организмов микроценоза формируются антагонистические и антибиотические свойства грибов, как и других организмов.

Примерные подсчеты показывают, что 450 видовых названий грибов, выделенных из почв Советского Союза, в систематическом отношении распределяются следующим образом: около 60 видов являются представителями порядка *Mucorales*, более 20 видов — сумчатых грибов, около 370 видов относятся к несовершенным грибам, причем 140 из них принадлежат роду *Penicillium*, 20 видов относятся к роду *Aspergillus* и около 20 видов — к роду *Fusarium*. Из прочих несовершенных грибов, выделенных из почв нашей страны, упоминается 190 видовых названий, относящихся к 75 родам.

Следует, к сожалению, отметить, что часто оценка почвенной микофлоры дается только по родовым названиям грибов. Этого, конечно, недостаточно, так как представители одного рода могут обладать совершенно различными требованиями к условиям существования. Такая характеристика не выявляет почвенной специфики. Преимущественное распространение представителей рода *Penicillium* в почвах в некоторых случаях можно отнести за счет дефекта методики выделения.

Настоящий обзор имеет целью помочь исследователям этих проблем выяснить, что в этой области уже проделано, что следует учитывать при исследовании почвенной микофлоры, какие проблемы еще предстоит разрешить.

Литература

Авраамова О. И., Г. В. Гаврилова, М. А. Свешникова. (1953). Некоторые закономерности распространения грибов антагонистов в ризосфере и вне ризосферы деревьев Подмосковья и Крыма. Бюлл. МОИП, отд биолог., 58, 4. — Беккер З. Э. (1959). Гумус почвы и грибы продуценты антибиотиков. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1 : 131—138. — Беккер З. Э. и Р. А. Максимова. (1958). Морфологическая изменчивость и антибиотические свойства штаммов *Penicillium chrysogenum* Thom. и *P. notatum* Westl., выделенных из различных районов СССР. Микробиолог., XXVII, 2 : 157—163. — Беккер З. Э., М. В. Платонова и Т. П. Супрун. (1959). Грибы антагонисты и процесс почвообразования. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5 : 765—772. — Беккер З. Э. и Т. П. Супрун. (1960). Исследование грибной флоры лесных почв Амурской области. Бот. журн., 3 : 404—409. — Билай В. И. и В. Е. Зиневич. (1958). К вопросу о природе антагонизма грибов рода *Trichoderma*. В кн.: Антибиотики, Киев : 155—160. — Вернер А., П. Малышкин и Н. Квит. (1941). О сохраняемости грибов в почве. ДАН СССР. Почв. сер., XXXI, 8. — Гомоляко М. I. (1956). Гриби на корінні ярої пшениц. Мікробіолог. журн., XVIII, 3. — Доросинский Л. М. (1949). Влияние некоторых почвенных грибов и актиномицетов на клубеньковые бактерии. Тр. Всес. н.-и. инст. сельхоз. микробиолог., XI, 1 : 98—107. — Калыныш В. К. (1956). Изучение антибиотической активности *Trichoderma lignorum* к некоторым видам *Fusarium*. Сб. трудов по защите растений АН Латв. ССР. — Камышко О. П. (1958). Антагонистическая активность почвенных грибов. Сб. тр. эксперимент. и клинич. лаб., ЛИАН, 1 : 32—37. — Камышко О. П. (1960). Антагонистическая активность грибов, выделенных из почвы Ленинградской области. Сб. тр. эксперимент. и клинич. исслед. по антибиотикам, ЛИАН, 2 : 31—36. — Камышко О. П., Г. В. Ефимова и М. А. Малышкина. (1960). Антибиотический активный гриб *Penicillium proteolyticum* Kamyschko. Сб. тр. эксперимент. и клинич. исслед. по антибиотикам, ЛИАН, 2 : 27—30 — Канивец И. И. (1937). Роль гриба *Trichoderma lignorum* в повышении почвенного плодородия и урожайности сахарной свеклы, озимой пшеницы и овса. В кн.: Основные

выводы науч.-исслед. работ ВНИС за 1937—1939 гг. : 204—211. — Канивец И. И. (1940). Почвенные грибы триходерма лигнорум (*Trichoderma lignorum*). Результаты исследования действия гриба на почвенное плодородие и урожайность с.-х. культур с указанием по проведению производственных опытов. — Канивец И. И. и Н. Н. Корнеева. (1938). Значение искусственного заражения микроорганизмами почв в целях окультуривания. Микробиолог., VII, 3 : 273—299. — Канивец И. И., А. В. Омельчук и Е. Г. Харитонов. (1940). Почвенные грибы Триходерма лигнорум (*Trichoderma lignorum*). Результаты исследования действия гриба на почвенное плодородие и урожайность с.-х. культур с указанием по проведению производственных опытов. — Коваль Н. К. (1939). Значение гриба *Trichoderma lignorum* в повышении плодородия почвы и урожая с.-х. культур. Научн. зап. по сахарной пром. Харьков. агроном. инст., 1 : 50—53. — Кочеткова Г. В. (1957). Распространение антагонистических форм грибов рода *Penicillium* в почвах европейской части Советского Союза. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 62, 3 : 77—81. — Ластинг В. Р. и Д. Б. Гурфельд. (1956). К методике количественного учета грибов в почве. Микробиолог., 25, 5 : 610—611. — Мирчинк Т. Г. (1957). О грибах, обусловливающих токсичность дерново-подзолистой почвы различной степени окультуренности. Микробиолог., 26, 1 : 78—86. — Мирчинк Т. Г. и Н. В. Асеева (1959). Грибы как фактор токсичности дерново-подзолистой почвы различной степени окультуренности. Научн. докл. высшей школы. Биолог. науки, 2. — Нестинская Т. В. (1954). Накопление в почве сапрофитной микофлоры, подавляющей полупаразитные грибы в полях травопольного севооборота. Тр. Всесоюзн. инст. защ. раст., 5 : 38—46. — Нестинская Т. В. (1958). О взаимоотношении грибов обитающих в почве. Бот. журн., 9 : 1270—1277. — Портнова-Перминова Г. Н. (1956). Некоторые данные о взаимодействии почвенных водорослей с почвенными грибами. Тр. Кировск. с.-х. инст., XI, 23 : 41—44. — Радзиевский Г. Г. (1939). Роль почвенных грибов в образовании прочной структуры почвы. В кн.: Основные выводы науч.-исслед. работ ВНИС за 1937 год : 213—214. — Романкова А. Г., Е. А. Паголюк. (1959). Об условиях образования гумиподобных соединений плесневыми грибами. Почвовед., 8 : 8—13. — Романова А. Г., Е. А. Паголюк. (1960). Вопросы экспериментальной биологии. Тр. Петергофск. биолог. инст., 18 : 110—117. — Сизов Т. П., Э. А. Итакова. (1956). К вопросу о динамике микофлоры ризосферы березы. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXI : 83—93. — Сизова Т. П. и В. Н. Силина. (1955). Приуроченность грибов из рода *Penicillium* к ризосфере *Ranunculus acer* и *Achillea millefolium*. Вестн. Моск. унив., 3, сер. физ.-мат. и естеств. наук, 2 : 93—102. — Сизова Т. П. и Т. П. Супрун. (1957). Новый род из порядка *Hyphomycetales*. Вестн. Моск. унив., 2 : 55—58. — Сизова Т. П. и Т. П. Супрун. (1958). Обзор основных методов изучения почвенной микофлоры. Научн. докл. высш. школы, биолог. науки, 1 : 119—128. — Супрун Т. П. и З. Э. Беккер. (1957). К вопросу о поисках грибов-продуцентов антибиотиков в почве. Вторая Всес. конф. по антибиотикам. Тезисы докладов : 30—31. — Супрун Т. П. и З. Э. Беккер. (1959). К методике поисков грибов-продуцентов антибиотиков в почве. Антибиотики, 4. — Тумаркин Р. Н. (1958). Материалы по распространению актиномицетов и грибов (из родов *Penicillium* и *Aspergillus*) антагонистов почвенных бактерий в почвах Сахалина и Приморья. Микробиолог., 27, 5 : 619—625. — Упитс В. Б. (1956). Значение почвенных сапрофитных грибов в борьбе с возбудителями болезней сельскохозяйственных растений. В кн.: Сб. тр. по защите растений АН Латв. ССР, отд. биолог. : 181—190. — Федоринчик Н. С. (1950). Роль антагонистов в подавлении заразного начала возбудителей болезней, передающихся через почву. Тр. Всесоюзн. инст. защиты растений, 3 : 69—73. — Федоринчик Н. С. и Р. Н. Вандерфлакс. (1954). Влияние антагонистической активности почвенного гриба *Trichoderma lignorum* Harz. на повышение урожая сельскохозяйственных культур. Тр. Всесоюзн. инст. защиты растений, 5 : 17—37. — Частухин В. Я. (1945). Экологический анализ распада растительных остатков в сплавных лесах. Почвовед., 2 : 102—114. — Частухин В. Я. (1952). Распад растительных остатков и роль грибов в процессах почвообразования. Агробиолог., 4 : 12—25. — Частухин В. Я. (1953). Роль грибов в процессах почвообразования. Тр. конф. по вопр. почвенн. микробиолог. : 82—97. — Шкляр Т. Н. (1953). К вопросу о методах исследования почвенных грибов в полях севооборота. Ред. док. Моск. с.-х. акад. им. Тимирязева : 186—190. — Шкляр Т. Н. (1957). Фитотоксичные грибы как фактор льноутомления почвы. Докл. ТСХА, 31 : 114—119.

Ленинградский
научно-исследовательский
институт антибиотиков.

(Получено 20 IV 1961).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

И. Ф. Юрова

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ РОДА *PHYTOPHTHORA*

При обработке материалов по видам *Phytophthora* обращает на себя внимание неясность систематического положения этого рода и неопределенность его границ.

Род *Phytophthora* был установлен Де Бари в 1876 г. Типом для установления нового рода послужил картофельный грибок — *Ph. infestans*. Последующие определения и установление новых видов производились различными авторами на основании признаков, типичных для *Ph. infestans*, а следовательно и для всего рода *Phytophthora*.

В 1906 г. Р. Смит и Э. Смит (Smith a. Smith, 1906) выделили гриб, вызывающий гниль лимонов, и назвали его *Pythiacystis citrophthora*. Вновь установленный род отличался от *Phytophthora* строением конидиеносцев. Но особенно важным признаком авторы считали его биологические свойства, в норме — это почвенный сапрофит, а не паразит. От р. *Pythium* новый род отличается созреванием зооспор внутри зооспорангия и отсутствием пузырька, в котором дозревают зооспоры у *Pythium*. Авторы смотрели на *Pythiacystis* как на род, переходный между *Pythium* и *Phytophthora*.

Петибридж (Pethybridge, 1913) разделил все известные виды *Phytophthora* на 2 группы: I группа *cactorum* — с парагинными антеридиями и II группа *infestans* — с амфигинными антеридиями. Виды, входящие в группу *cactorum*, Петибридж выделяет в новый род *Nozemia*. Его точку зрения поддерживает Морфи (Murphy, 1918). С другой стороны, Вильсон (Wilson, 1914) предложил ряд видов *Phytophthora* выделить в особый род *Phloeophthora*. Этот род описал Клебан (Klebahn, 1919 г.) только лишь по стадии полового спороношения гриба *Phloeophthora syringae* Klebahn. В этот род, по мнению автора, должны войти виды, которые входят в род *Nozemia*. Кроме того, Вильсон считает различие между группами с парагинными и амфигинными антеридиями достаточно важным основанием для нового порядка *Phytophthorales* и семейства *Phytophthoraceae* Pethybridge. Но Лафферти и Петибридж (Lafferty a. Pethybridge, 1922) показали, что у *Phytophthora* с яблок, близкого к *Ph. cactorum*, образуются антеридии обоих типов. Это было подтверждено Розе и Линдегрэном (Rose a. Lendegreen, 1925). То же самое нашли Р. Смит и Э. Смит у трех форм грибов, близких к *Ph. cactorum*. Таким образом, наличие антеридиев того и другого типа у одной и той же формы уничтожает ценность этого признака при установлении рода. Тем более, что удавалось наблюдать по два антеридия разных типов при одном и том же оогонии. Иногда же оогоний снабжен двумя ножками и каждая ножка окружена антеридием. Оогоний оказывается висящим между двумя антеридиями. Вряд ли после этого существование двух родов *Nozemia* Peth. и *Phloeophthora* (Kleb.) Wilson следует считать достаточно обоснованным.

Фицпатрик (Fitzpatrick, 1930), основываясь на близости некоторых вновь описанных форм одновременно к рр. *Pythium* и *Phytophthora*, высказал мнение, что роды *Pythium*, *Pythiogeton*, *Pythiacystis* и *Phytophthora* следует слить в один род *Pythium*, выделив его из семейства *Peronosporaceae*, вследствие отсутствия у их представителей хорошо развитых конидиеносцев и вследствие их склонности к сапрофитизму.

Отстаивая необходимость существования в дальнейшем рода *Pythiacystis*, Р. Смит и Э. Смит особенно настойчиво указывают на биологическое отличие его от р. *Phytophthora*, а именно — на сапрофитизм относящихся сюда организмов. Такая точка зрения недостаточно обоснована, к тому же представители р. *Phytophthora*, по Смиту, — биологические антиподы *Pythiacystis citrophthora* — совсем не строгие паразиты. Они с успехом развиваются на искусственных питательных средах и растительных остатках. Уничтожение р. *Phytophthora* слиянием его с р. *Pythium* является необоснованным, так как образование пузыря, в котором формируются зооспоры у *Pythium*, в достаточной степени ясно отделяет этот род от *Phytophthora*, не говоря уже о морфологическом строении зооспорангиев и ооспор и биологических различиях. Упоминаемый Фицпатриком р. *Pythiogeton* близок к р. *Pythiacystis* по образу жизни, но отличается отсутствием ооспор, которые образуются у последнего. Этот род выделен Минденом (Minden, 1916) из р. *Pythium* и отличается от последнего несимметричными спорангиями, образующимися на гифах обычного типа, но иногда — на богато разветвленных боковых выростах гиф, иногда же интеркалярно. При прорастании спорангия бесформенное плазматическое содержимое его переливается в тонкостенный, мешкообразный, часто очень удлиненный пузырек и собирается в его конечном

участке, откуда путем разрыва стенки все содержимое переходит в воду, где уже и формируются зооспоры. Формирование зооспор вне пузыря и зооспорангия является характерным признаком рода *Pythium*.

Для полноты сведений следует упомянуть еще об одном представителе семейства *Pythiaceae* — *Blepharospora cambivora* Petri, вызывающем «чернильную болезнь» каштана и описанном Петри (Petri, 1924). Зооспорангии на концах гиф у него яйцевидные, как у *Phytophthora*, но особенность их в том, что на конце гифы может образоваться подряд 4—5 зооспорангиев, причем каждый последующий заключен внутри опустевшей оболочки предыдущего (пролиферации зооспорангиев). Петри придает этой особенности известное физиологическое значение: у *Blepharospora* спорангиеносцы не ветвятся и пролиферация имеет то же значение для образования возможно большего числа зооспорангиев, какое, например, у представителей пероноспоровых имеет ветвление спорангиеносцев с последующим образованием многих спорангиев на многочисленных разветвлениях. Вид *Blepharospora cambivora* является единственным представителем рода *Blepharospora*.

Приводимые данные показывают, насколько различно некоторые авторы подходили к разрешению таксономических вопросов. Каждый исследователь при описании нового рода подходил субъективно и в качестве признаков, отличающих один род гриба от другого, брал преимущественно какие-либо незначительные различия в морфологическом строении или биологических признаках, взятых отдельно.

Род у грибов, как отмечал Н. А. Наумов (1950), «. . . должен характеризоваться вполне определенным сочетанием признаков, присущих семейству, с известными ограничениями, зависящими от природы входящих в состав его видов». Но по мере того, как мы переходим от всеобщего определения рода к определению применительно к отдельным систематическим группам грибов, характеристики родов начинают приобретать и специфичность и разнохарактерность.

Для характеристики соотношений признаков между родами *Phytophthora* и *Pythium* приводим табл. 1. Как видно из таблицы, признаков для выделения р. *Phytophthora* вполне достаточно.

Еще несколько слов необходимо сказать о роде *Blepharospora*. При изучении биологических и морфологических признаков представителя данного рода можно наблюдать полную идентичность с таковыми р. *Phytophthora*. Представитель р. *Blepharospora*, так же, как и виды р. *Phytophthora*, является паразитом растений, с мицелием, в боль-

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика признаков рода *Phytophthora* и рода *Pythium*

Признаки	р. *Phytophthora*	р. *Pythium*
Форма конидий	Лимоновидная или грушевидная; одиночные, редко группами, без вершинного сосочка и с ним.	Шаровидная или овальная, иногда в цепочках, сосочек расположен сбоку.
Окраска конидий	Бесцветные.	Бесцветные.
Прорастание конидий	Зооспорами, формирующимися в зооспорангии или вегетативно (прорастание в росток).	В основном боковым пузырем, в котором формируются зооспоры, или вегетативно.
Культуральные признаки:		
а) мицелий	Эндофитный, иногда с гаусториями и экзофитный. Последний с каплями воды по всему мицелию. Гифы сравнительно толстые, до 10 μ и больше.	Эндофитный, но чаще экзофитный, очень обильный, без гаусториев. Гифы тонкие, 1—2 μ, иногда до 5—6 μ толщины.
б) спороношение	Обильное.	Не обильное.
Органы полового спороношения	Оогонии и антеридии. Последние амфигинные и паратинные. Ооспоры всегда гладкие.	Оогонии и антеридии. Последние только паратинные. Ооспоры большей частью шиповатые.
Характер паразитизма	Преимущественно факультативные паразиты, реже — сапрофиты.	Большей частью сапрофиты, реже факультативные паразиты.
Специализация	Широкая.	Очень широкая.

шей части погруженным в субстрат, но могущим развиваться сапрофитно, гриб дает воздушные гифы с зооспорангиями. Последние, как и у рода *Phytophthora*, яйцевидные и грушевидные на свободных гифах. Зооспоры по выходе из зооспорангиев некоторое время остаются неподвижными, затем приобретают подвижность. Такое явление зачастую присуще и представителям р. *Phytophthora*. Органы полового спороношения — оогонии с паратинными и амфигинными антеридиями. *Blepharospora cambivora*, единственный представитель рода, паразитирует в камбиальном слое ствола каштана, вызывая его почернение и отмирание («чернильная болезнь»). Подобное же заболевание на каштане и на других древесных породах, в частности на пробковом дубе, вызывают виды *Ph. cinnamomi* и *Ph. parasitica*.

Род *Blepharospora* выделен Петри в качестве самостоятельного только на основании того, что на конце гифы может образоваться подряд 4—5 зооспорангиев, причем каждый последующий заключен внутри предыдущего. Такая пролиферация зооспорангиев наблюдается и у некоторых видов р. *Phytophthora*, в частности у *Ph. infestans* и *Ph. cambivora*. Нам кажется, что совокупность всех признаков рода *Blepharospora* дает основание для отнесения его к роду *Phytophthora*.

Буйсман (Buisman, 1927 г.) также считает необоснованным выделение самостоятельного рода *Blepharospora* и объединяет его с р. *Phytophthora*, переименовывая *B. cambivora* Petri в *Phytophthora cambivora* (Petri) Buisman.

В отношении принадлежности р. *Phytophthora* к тому или иному семейству также нет определенности. Фицпатрик включает р. *Phytophthora* в семейство *Pythiaceae* на том основании, что представителям *Phytophthora* присуща сапрофитная форма существования, чего нельзя сказать о представителях семейства *Peronosporaceae*.

Петибридж считает необходимым выделение из сем. *Pythiaceae* рода *Phytophthora* в самостоятельное семейство *Phytophthoraceae*, обосновывая это тем, что представители рода *Phytophthora* являются паразитами растений и сапрофитно развиваются лишь в почве на растительных остатках и искусственных средах. Большинство же видов *Pythium* (до 50) встречается по преимуществу в качестве сапрофитов. По характеру паразитизма р. *Phytophthora* отличается и от представителей семейства *Peronosporaceae*, которые являются облигатными паразитами.

А. А. Ячевский (1901) придерживался классификации, предложенной Петибриджем.

Н. А. Наумов (1952 г.) причислял р. *Phytophthora* к семейству *Peronosporaceae* на том основании, что у данного рода наблюдаются представители с дифференцированными конидиеносцами определенного ветвления, что присуще всем представителям сем. *Peronosporaceae*.

Л. И. Курсанов (1954) относит род *Phytophthora* к семейству *Pythiaceae*. В тех же случаях, когда мицелий паразитного гриба, распространяясь межклетно, образует гаустории (которые отсутствуют у представителей *Pythium*), Курсанов считает возможным относить данный род к семейству *Peronosporaceae*. Если, таким образом, проанализировать все те признаки, по которым проводилось отнесение р. *Phytophthora* к семействам, то таковыми оказываются или морфологическое строение, или характер паразитизма, т. е. отдельно взятые признаки.

В. Л. Комаров (1940) указывает, что объединение тех или иных организмов в группы, при их систематизации, необходимо проводить не по формальным признакам, а стараться их понять всесторонне, как нечто выходящее одно из другого, связанное во всех своих проявлениях единством происхождения, стараться нащупать какие-то стержневые особенности этих организмов, от которых зависят все их остальные свойства. Необходимо четко представлять себе, что деление на семейства — не абстракция, а понятие, соответствующее реальности, оно отражает эволюцию организмов.

Класс фикомицетов в общей эволюции грибов является как бы переходной ступенью от низшей ступени развития грибов к высшей, от водного образа жизни к сухопутному, от сапрофитного существования к паразитному; в класс фикомицетов входят грибы различной экологии, как ведущие водный образ жизни (водные сапрофиты порядков — *Monoblepharidales*, *Lagenidiales* и *Saprolegniales*), так и наземные сапрофиты и паразиты (порядки *Mucorales* и *Entomophthorales*). Порядок же *Peronosporales* содержит в себе представителей, могущих вести и водный, и сухопутный образ жизни. Все представители этого порядка, в соответствии с их общим уровнем развития, подразделяются на три семейства — *Pythiaceae*, *Peronosporaceae* и *Albuginaceae* (Курсанов, 1954).

Большая часть представителей семейства *Pythiaceae* — водные сапрофиты, и лишь немногие виды паразитируют на водорослях и наземных растениях.

Все *Peronosporaceae* являются паразитами наземных растений, но их размножение связано с водой, хотя при отсутствии последней отмечается прорастание конидий не зооспорами, а ростковыми трубками. У некоторых представителей семейства (р. *Bremia* и р. *Peronospora*) способность к образованию зооспор вообще утрачена.

Семейство *Albuginaceae* содержит более совершенные в своей морфологии грибы, приспособленные для сухопутного существования, их спорангии располагаются цепочками на вершине каждого спорангиеносца, причем последние располагаются широким палисадным слоем, будучи прикрыты кожицей субстрата. Сопоставление характерных признаков семейств *Pythiaceae*, *Peronosporaceae* и *Phytophthoraceae* дано в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная характеристика признаков семейств *Pythiaceae*, *Peronosporaceae* и *Phytophthoraceae*

Признаки	Сем. *Pythiaceae*	Сем. *Phytophthoraceae*	Сем. *Peronosporaceae*
Морфологические признаки:			
а) мицелий	Большей частью экзофитный, редко эндофитный, без гаусториев. Гифы тонкие, 1—6 μ.	Экзофитный и эндофитный, редко с гаусториями. Гифы утолщенные, до 10 μ.	Эндофитный с гаусториями. Гифы толстые, 20—30 μ.
б) конидиеносцы	Не дифференцированные. Зооспорангии на концах гиф интеркалярно. Продолжает расти после опадения зооспорангиев. Зооспорангии не всегда опадают.	Редко симподиально-ветвящиеся, в основном простые гифы, продолжающие расти после опадения зооспорангиев.	Хорошо развитые, с определенными разветвлениями. Несут по одной конидии, после опадения которой роста не продолжают.
в) форма конидий (зооспорангиев)	Разной формы — нитевидные, грушевидные, шаровидные с сосочком сбоку. Наблюдается пролиферация зооспорангиев.	Лимоновидные, грушевидные с вершинным сосочком и без него. Пролиферация зооспорангиев наблюдается редко.	Яйцевидные, эллипсоидальные, шаровидные — всегда одиночные. Пролиферации зооспорангиев не наблюдается.
г) прорастание конидий	В основном зооспорами или образованием ростка.	В основном зооспорами или образованием ростка.	У части представителей — зооспорами и гифенным ростком, у части — только ростком (зооспоры утрачены).
Органы полового спороношения:			
а) оогонии	Шаровидные, бесцветные с гладкой оболочкой.	Шаровидные, бесцветные с гладкой оболочкой.	Шаровидные с гладкой или волнистой оболочкой — желтоватой или коричневатой.
б) антеридии	Парагинные в виде бокового отрога гифы.	Парагинные и амфигинные.	Парагинные на боковых ветвях в межклеточных ходах.
в) ооспоры	Округлые, с гладкой сетчатой или щетинистой, бесцветной или коричневатой оболочкой.	Шаровидные, всегда с гладкой светло-бурой оболочкой.	Шаровидные, с гладкой складчатой, бугорчатой, щетинистой или сетчатой оболочкой темно- или светло-коричневой.
Характер паразитизма	Сапрофиты и факультативные паразиты.	Факультативные паразиты и сапрофиты.	Облигатные паразиты.
Специализация	Очень широкая.	Довольно широкая.	Очень узкая.

Таким образом, хотя по совокупности своих морфологических и биологических признаков р. *Phytophthora* и имеет много общего с представителями семейства *Pythiaceae*, более правильным будет обособление р. *Phytophthora* в семейство *Phytophthoraceae*.

Характеристика семейства *Phytophthoraceae*

Мицелий многоядерный, лишенный перегородок, развивается эндофитно, проходя преимущественно межклетно, а иногда и через самые клетки, не образуя типичных гаусторий. Гифы мицелия могут разрастаться свободно, образуя зооспорангиеносцы,

которые выступают на поверхность пораженной ткани и на концах своих образуют зооспорангии (конидии) яйцевидной или лимонообразной формы с сосочком на вершине. Образованием конечного зооспорангия рост зооспорангиеносца не заканчивается, а продолжается в том же направлении с образованием новых зооспорангиев. Зооспорангиеносцы вначале не ветвящиеся, с одним верхушечным зооспорангием, затем симподиально ветвятся с образованием многих зооспорангиев.

Прорастание отпавших зооспорангиев происходит в капле воды, чаще всего зооспорами, выходящими через вершинный сосочек. Зооспоры некоторое время двигаются в капле воды при помощи жгутиков, затем останавливаются, округляются и прорастают в гифу. Зооспорангии, находящиеся не в воде, а в условиях повышенного увлажнения и температуры (выше 25°), прорастают как конидии, развивая гифу, внедряющуюся в ткань растения.

Органы полового воспроизводства в виде оогония и антеридия. Оогонии округлые, бесцветные, с крупнозернистым содержимым, оболочка тонкая. Антеридии прикладываются к оогонию или сбоку (парагинные), или охватывают его в нижней части кольцом (амфигинные). После слияния оогония и антеридия образуется ооспора, вначале бесцветная, со временем приобретает светло-буроватый цвет и дополнительные одну или две оболочки. После периода покоя ооспора прорастает, развиваясь или прямо в мицелий, или образуя короткую гифу с зооспорангием на конце.

Представители семейства *Phytophthoraceae* являются паразитами наземных растений и широко распространены во всех частях света. Могут расти и сохраняться в сапрофитных условиях (на искусственных средах, в почве на растительных остатках).

Литература

Комаров В. Л. (1940). Учение о виде растений : 211. — Курсанов Л. И. (1954). Определитель низших растений, 3. — Наумов Н. А. (1950). О некоторых актуальных вопросах микологии. В кн.: Проблемы ботаники : 209. — Ячевский А. А. (1902). Пероноспоровые, I. — De Bary A. (1876). Researches into the nature of the potato fungus, *Phytophthora infestans*. Journ. Roy. Agr. Soc. England, Ser. 2. — Fitzpatrick H. (1930). The lower fungi. — Lafferty H. A. a. G. H. Pethybridge. (1922). On a *Phytophthora parasitica* on applies which has both amphigynous and paragynous antheridia; and on allied species which show the same phenomenon. Roy. Dublin Soc. Sci. Proc., 17 : 29—43. — Minden H. (1916). Biologia and systematic subuerser Phycomyceten. Mycol. Untersuch. and Berichte herausg., v. Falk, 2. — Murphy J. (1918). The morphology and cytology of the sexual organs of *Phytophthora erythroseptica*. Ann. Bot., 32 : 115—153. — Pethybridge G. (1913). On the rotting of potato tubers by a new species of *Phytophthora* having a method of sexual reproduction hitherto underscribed. Roy. Dublin Soc. Sci. Proc. (n. s.), 13 : 529—565. — Petri L. (1924). Studi sulla mallattia del castagno betta «bell'inchiostro». Morfologia e biologia del micelie paeassita. Ann. Repert. Ist. Super. Forest. Naz. Firenze, 3 : 151—185. — Rose D. a. C. Lindegreen (1925). *Phytophthora* rot of pears and apples. Journ. Agr. Research, 30 : 463—468. — Smith R. a. E. Smith. (1906). A new fungus of economic importance. Bot. Gaz., 42 : 215—221. — Wilson G. (1914). Studies in North American *Peronosporales*. V. A review of the genus *Phytophthora*. Mycologia, 6 : 54—83.

Всесоюзный
научно-исследовательский
институт защиты растений,
Ленинград.

(Получено 28 XII 1961).

Е. Л. Любарский

ЕЛЬНИК-КИСЛИЧНИК И ЕГО ПРОИЗВОДНЫЕ В ЮЖНОЙ УДМУРТИИ

Леса Удмуртии, подверженные довольно интенсивной эксплуатации, к сожалению, до сего времени остаются еще очень слабо изученными. Наиболее полные материалы лесоводственной научно-исследовательской экспедиции ВНИЛАМИ (1932 г.) в Ижевском районе Удмуртской АССР и последнего лесоустройства Удмуртии (1927—1932 гг.) почти все не опубликованы и хранятся в архивах. В литературе можно найти о лесах Удмуртии и условиях их местопроизрастания довольно скудные и лишь наиболее общие сведения (Фокин, 1929; Мустафин, 1938; Ткаченко, 1952; Пермяков, 1955); близкие к южноудмуртским по составу и строению леса соседнего с южной Удмуртией Елабужского района Татарской АССР описаны В. С. Порфирьевым (1950).

В июле 1959 г., используя общепринятую методику (Сукачев, Зонн, Мотовилов, 1957), мы провели геоботаническое обследование лесов южной Удмуртии в лесничествах Постольском, Майском, Вожойском, Русско-Вожойском (Ижевский район);

Курчумском (Мало-Пургинский район); Зоринском (Завьяловский район); Угловском (Якшур-Бодьинский район). Каждый выделенный тип леса описан на 3—9 пробных площадях размером по 1600 кв. м.

Климатические условия южной Удмуртии характерны для южной части зоны темнохвойных лесов (соответствующий температурный режим, около 400 мм годовых осадков и т. п.). Широковолнистый рельеф (дальние отроги Уральского хребта) представлен сетью невысоких пологих холмов, нередко с платообразными вершинами и склонами небольшой крутизны (5—7°, редко до 10—15°). Высота над ур. м. 150—200 м. Коренные пермские породы покрыты главным образом делювиально-элювиальными четвертичными отложениями. Почвообразующие породы чаще выщелоченные, реже на глубине 1 м и более наблюдается слабое вскипание от 10%-й HCl. Наиболее распространенные почвы — дерново-слабоподзолистые на двуслойной по механическому составу материнской породе.

Облесенность в целом по УАССР — 43%, в южной Удмуртии — несколько меньшая. Неравномерное и повсеместное распространение лесов, особенности почв на пахотных угодьях, разбросанность по пахотным угодьям отдельными деревьями и группами крупных елей свидетельствуют о сплошной облесенности территории в прошлом. По А. Д. Фокину (1929), обследованная нами территория относится к подзоне липовых раменей, которая характеризуется отсутствием дуба и лещины, распространенных южнее. Из широколиственных пород очень широко распространена липа. Лесная растительность здесь, по данным нашего планиметрирования картографических материалов 1927—1932 гг., представлена шестью формациями (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Соотношение площадей, занимаемых разными формациями лесов в южной Удмуртии (в %)

Формации	Лесничества						В среднем по 6 лесничествам
	Вожойское	Зоринское	Русско-Вожойское	Курчумское	Майское	Постольское	
Пихтово-ельники	32.7	51.1	52.7	54.3	16.2	38.8	40.9
Липняки	0	16.5	5.5	22.2	25.4	10.7	13.4
Березняки	29.3	5.8	22.3	20.6	37.3	30.9	24.6
Осинники	0	16.6	12.2	1.2	17.7	9.3	9.5
Сосняки	31.7	0	1.8	2.7	3.4	2.1	6.8
Молодые вырубки	6.3	10.0	6.5	0	0	6.4	4.8

Сосняки встречаются очень редко, в условиях глубоко песчаных и супесчаных почв. Примесь крупных старых сосен также имеет место иногда и в пихтово-еловых лесах на некоторых склонах южной экспозиции. Основная же площадь (90%) занята пихтово-еловыми лесами (к настоящему времени площадь под ними несколько уменьшилась по сравнению с 1932 г.) и их производными лиственными лесами (липняками, березняками, осинниками). О том, что почти все эти лиственные леса представляют собой восстановительный этап пихтово-елового леса после рубки, всегда убедительно свидетельствуют следующие факты: 1) общность положения в рельефе и общность почвенно-экологических условий пихтово-еловых типов леса и их производных, лиственных типов; 2) наличие старых полуразрушенных пней и отдельных высоковозрастных живых деревьев ели и пихты в большинстве лиственных лесов; 3) наличие хорошего елово-пихтового возобновления в разном возрасте в большинстве лиственных лесов; 4) большая родственность подлеска и травостоя пихтово-еловых и соответствующих им лиственных лесов.

Пихтово-еловые и их производные лиственные леса занимают главным образом склоны холмов (увалов), их подножья и платообразные вершины. Редко встречающиеся более крутые южные склоны покрыты иногда сосново-пихтово-еловым лесом (Pineto-Abiegno-Piceetum herbosum), а в пониженных местах у подножий склонов встречаются: Abiegno-Piceetum equisetosum и фрагменты Abiegno-Piceetum myrtillosum, а также их производные Betuletum equisetosum, Betuletum calamagrostidosum и Tremuletum calamagrostidosum.

Основные же лесные массивы в обследованной нами части южной Удмуртии, покрывающие пологие и средней крутизны склоны и широкие платообразные вершины холмов, представлены ельником-кисличником (Abiegno-Piceetum herboso-oxalidosum) и его производными. Этим лесам мы и уделим наше внимание в настоящей статье.

Для рассматриваемых лесов характерны следующие лесорастительные условия. Почвообразующая порода повсюду двуслойная: верхние 70—100 см обычно супеси,

реже легкие суглинки, глубже залегает плотная сырая красная пермская элювиальная глина. Почвообразующая порода бескарбонатная, очень редко слабое вскипание наблюдается в глубоких горизонтах (глина). Почвенные ямы в среднем выкапывались до глубины 140—160 см. Полевое описание почв в дальнейшем сопровождалось определением гумуса, суммы поглощенных оснований и кислотности во всех горизонтах. Разница в данных по морфологическим описаниям и химическим анализам почв между типами леса оказалась незначительной и не была достаточно доказательно установлена при наших исследованиях. Однако наши материалы позволяют дать всем почвам под ельником-кисличником и производными от него типами леса общую характеристику, так как тип лесорастительных условий остается везде одним и тем же.

Почва дерново-слабоподзолистая. Горизонт A_0 (подстилка) толщиной везде около 2 см, в нижней части довольно быстро разлагающийся. Аккумулятивный горизонт A_1 сероватой окраски, обычно выражен слоем 15—20 см и несет следы легкой оподзоленности в нижней своей части. Подзолистый горизонт A_2 как таковой обособленно не выражен. Ниже следует переходный горизонт AB и также нерезко выраженный горизонт B с весьма слабым уплотнением. В зоне горизонтов B и BC наблюдается нередко частичное пятнисто-слоистое смешение песка и глины. Горизонт C везде представлен плотной сырой красной или буровато-красной глиной, в более низких слоях носящей иногда некоторые следы оглеения. Грунтовые воды на глубину почвенных разрезов не обнаружены. В условиях вторичного смыва почвы вблизи вершин холмов глинистый горизонт бывает расположен несколько ближе к наружной поверхности.

В гумусовом горизонте содержание гумуса повсюду не выходит за пределы 1.1—2.6%, сумма поглощенных оснований составляет 10—20 м-экв., насыщенность почвы основаниями — 70—85%, pH — 6.5 до — 7.0, реже несколько ниже. Сумма поглощенных оснований и насыщенность ими почвы обычно снижается в подгумусных легких горизонтах и вновь сильно повышается (насыщенность — до 95—97%) в глинистом горизонте. В общем, почвы довольно богатые, в большинстве случаев неплохо дренированные и достаточно увлажняемые. Хорошие почвенные условия подтверждаются также наличием во всех типах леса липы неплохо развитым подлеском и травяным покровом.

В этих условиях мы описали 9 основных взаимозамещающих типов леса:

1. Abiegno-Piceetum herboso-oxalidosum (AP-ho).
2. Abiegno-Piceetum tiliosum (AP-t).
3. Tilieto-Abiegno-Piceetum herbosum (TAP-h).
4. Tilietum herbosum (T-h).
5. Tilietum aegopodiosum (T-a).
6. Tilieto-Tremuletum herbosum (TTr-h).
7. Tremuletum aegopodiosum (Tr-a).
8. Tilieto-Betuletum herbosum (TB-h).
9. Tilieto-Betuletum aegopodiosum (TB-a).

В табл. 2 приводятся обобщенные краткие характеристики растительности этих типов леса, составленные на основании описаний пробных площадей.

Несомненно, из всех этих 9 типов леса, выделенных для одних и тех же лесорастительных условий, тип AP-ho следует признать коренным. В этом убеждает нас и материал наших описаний, к этому же выводу можно прийти изучая авторитетную лесотипологическую литературу. Сошлемся хотя бы на высказывание В. Н. Сукачева (1930): «. . . для большинства наших лесов заключительным типом, климакс-ассоциацией, является ельник-кисличник. Если нет в климатических и эдафических условиях причин, останавливающих автогенетическую смену на более ранних стадиях, то наши лесные типы в конце концов превращаются в ельники типа Piceetum oxalidosum». Именно в Piceetum oxalidosum ель как эдификатор проявляет себя наиболее сильно (Сукачев, 1930). AP-ho представляет собою географический вариант Piceetum oxalidosum, отличающийся примесью пихты, несколько более развитым подлеском с участием липы, значительной примесью неморального разнотравья и слабым развитием мохового покрова. Зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum undulatum*, *Hylocomium proliferum*) покрывают почву обычно лишь на 20—40%, а в производных типах леса и того менее, сохраняясь главным образом лишь на старых пнях и валежнике.

Существует еще так называемое «мнение экспедиции ВНИЛАМИ» (Мустафин, 1938). Эта экспедиция выделила тип леса ельник кленово-липовый и назвала его Piceetum acerosum. При ближайшем сравнении описаний оказывается, что этот тип леса соответствует нашему Abiegno-Piceetum tiliosum: роль и обилие клена при установлении нового типа были несомненно завышены. Авторы этого типа (Мустафин, 1938) и сами указывают, что примесь клена небольшая и он даже «. . . может совсем отсутствовать». Так, вот этот тип леса считает коренным, а ельник-кисличник (т. е. наш AP-ho) производным, возникшим из первого якобы под влиянием выпаса, уничтожавшего подрост лиственных пород. Но, во-первых, выпас в лесах Удмуртии вовсе не достигает такой интенсивности, чтобы на больших пространствах приводить к подобным сменам, во-вторых, выпас этот, насколько он имеет место, естественно, сосредоточен прежде всего в лиственных лесах, а не в ельниках, в-третьих, трудно предположить, чтобы выпас увеличивал бы обилие мхов и кислицы и был бы причиной формирования типа леса, географические аналоги которого (см. Сукачев, 1930) в других местах считаются примером наиболее устойчивого естественного коренного сообщества. Все

ТАБЛИЦА 2

Краткая характеристика типов леса

		Abiegno-Piceetum herboso-oxalidosum (AP-ho)	Abiegno-Piceetum tiliosum (AP-t)	Tilieto-Abiegno-Piceetum herbosum (TAP-h)	Tilietum herbosum (T-h)	Tilietum aegopodiosum (T-a).	Tilieto-Tremuletum herbosum (TTr-h)	Tremuletum aegopodiosum (Tr-a)	Tilieto-Betuletum herbosum (TB-h)	Tilieto-Betuletum aegopodiosum (TB-a)
	Основная причина в озникновении:	коренной тип	выборочная рубка хвойных в AP-ho		сплошная рубка в AP-t и TAP-h		сплошная рубка в AP-ho			
Древостой	1-й ярус: Состав	5—7 Е, 3—5 П, ед. Лп	6—7 Е, 3—4 П, 1-ед. Лп	5—6 Е, 2—3 П 2—3 Лп	9 Лп, 1 Е, ед. П, В.	9 Лп. 1 Е. ед. П. В.	9 Ос. 1 Б. ед. Лп.	9 Ос, 1 Лп.	9 Б. 1 Е. ед. Ос, П.	9 Б, 1 Е.
	1-й ярус: Сомкнутость крон	0.6—0.8	0.5—0.6	0.7—0.8	0.6—0.9	0.8—0.9	0.5—0.9	0.7—0.8	0.6—0.7	0.5—0.6
	1-й ярус: Высота (в м)	24—27	25—28	26—30	13—17	18—23	18—25	19—23	20—25	20—25
	1-й ярус: Класс возраста основной породы	4—7	4—7	4—7	3—5	3—5	3—5	3—5	3—5	3—5
	2-й ярус	Нет	8 Лп, 2 Кл, ед. В. сомкн. 0.7, выс. 12—14 м	Нет	Нет	Нет	9 Лп. 1 Е, ед. П, В. сомкн. 0.6, выс. 13—15 м	Нет	8 Лп. 2 В. ед. Кл. покр. 0.4—0.5, выс. 16—18 м	10 Лп, ед. Чер. сомкн. 0.5—0.6, выс. 18 м
	Возобновление	Хорошее. Довольно обильны, группами подрост и всходы ели и пихты. Менее обильны осина, клен, липа, вяз.	Хорошее. Наиболее обильна липа. Довольно обильны подрост и всходы вяза и клена. Менее обильны ель и пихта.	Хорошее. Довольно обильны, группами ель, пихта, липа. Менее обильны клен, вяз.	Хорошее. Довольно обильны ель, пихта, порослевая липа, клен. Менее обилен вяз.	Среднее. Довольно обильна липа. Менее обильна ель, пихта, клен.	Хорошее. Наиболее обильна липа. Довольно обильна ель, пихта. Менее обильны клен, осина.	Хорошее. Довольно обильны ель, пихта, липа, вяз, осина.	Хорошее. Довольно обильны ель, пихта, липа, береза. Менее обильны вяз, клен.	Хорошее. Довольно обильны ель, липа. Менее обильны береза, пихта.
Подлесок	Высота, покрытие, равномерность	Общая — 1—2 м, рябина — 3 м. Покр. 0.1—0.3 Гл. обр. в окнах	1—2 (3) м. Покр. 0.2—0.4	1—2 (3) м. Покр. 0.3—0.6	1—2 м. Покр. 0.2—0.4	1.5—2.5 м. Покр. 0.2—0.3	2—2.5 м. Покр. 0.3—0.4	1.5—2 м. Покр. 0.3—0.4	1.5—2.5 м. Покр. 0.3—0.4	1—2.5 м. Покр. 0.4—0.5
	Corylus avellana L.	—	sol.	—	—	—	—	—	—	—
	Daphne mezereum L.	—	—	sol.	—	—	—	—	—	—
	Euonymus verrucosus Scop.	sol.	sp.	sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	sol.	sol.	—	sol.
	Lonicera xylosteum L.	sp.	sp.	sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	sp.—cop.$_1$	sol.	sp.	sp.
	Padus racemosa (Lam.) Gilib.	—	—	—	—	0—sp.	sol.	sol.	sol.	sol.
	Rubus idaeus L.	sp.	sol.—sp.	—	—	—	—	—	sp.	sol.
	Sambucus racemosa L.	sol.	—	—	—	—	—	—	sol.	sol.
	Sorbus aucuparia L.	sp.	sp.	sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	sol.—sp.
	Tilia cordata Mill.	sp.	cop.$_{1-2}$	cop.$_{1-2}$	sp.—cop.	sp.—cop.$_1$	sp.—cop.$_1$	sp.	sp.—cop.$_1$	sol.—cop.$_1$
	Пни, сухостой	—	Усыхающий клен, вяз	Старые пни хвойных	Усыхающий вяз, жимолость. Старые пни хвойных и липы		Старые полусгнившие пни хвойных			
Травостой	Покрытие (в %)	50—60	60—70	60—70	60—70	60—80	50—80	50—80	60—70	60—70
	Подъярусы	Более или менее выражены везде 3 подъяруса:			1. (40—50 см) Бор, борец и др.; 2. (20—30 см) Сныть, звездчатка и др.; 3. (10 см) Копытень, майник, кислица и др.					
	Aconitum excelsum Rchb.	sol.	sol.	0—sol.	sol.—cop.$_1$	0—sol.	0—sol.	0—sp.	sp.	sp.
	Actaea spicata L.	0—sol.	sol.	0—sol.	sol.	0—sol.	—	—	—	—
	Aegopodium podagraria L.	sol.	sp.	0—sp.	sol.—sp.	cop.$_{1-2}$	sp.	cop.$_{1-2}$	sol.—sp.	cop.$_{1-2}$
	Ajuga reptans L.	sp.	0—sol.	0—sol.	0—sp.	0—sol.	0—sopl.	0—sp.	0—sp.	snl.—sp.

Травостой	Abiegno-Piceetum herboso-oxalidosum (AP-ho)	Abiegno-Piceetum tiliosum (AP-t)	Tilieto-Abiegno-Piceetum herbosum (TAP-h)
Основная причина возникновения:	коренной тип	выборочная рубка хвойных в AP-ho	
Asarum europaeum L.	sol.—sp.	sp.	sol.—sp.
Asperula odorata L.	sol.	sp.—cop.	sp.—cop.
Calamagrostis arundinacea Roth	—	0—sol.	0—sol.
Carex digitata L.	0—sp.	0—sp.	0—sp.
C. pilosa Scop.	0—sol.	0—sol.	0—sol.
Dactylis glomerata L.	—	—	—
Deschampsia caespitosa (L.) P. B.	—	—	—
Dryopteris filix-mas (L.) Schott	—	—	0—sol.
D. spinulosa (Müll.) Ktze.	sol.	sp.	—
Equisetum pratense Ehrh.	sol.	sol.—sp.	sol.—sp.
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	—	—	—
Fragaria vesca L.	sp.	0—sol.	0—sol.
Galium boreale L.	—	—	—
Geranium silvaticum L.	—	—	0—sol.
Geum urbanum L.	sol.	—	0—sol.
Glechoma hederacea L.	—	sp.	0—sp.
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	—	0—sol.	sp.
Luzula pilosa (L.) Willd.	sp.	sol.	sol.
Majanthemum bifolium (L.) Fr. Schmidt	sol.—sp.	sol.	sol.
Matteuccia strutiopteris (L.) Todaro	—	sol.	sp.
Melica nutans L.	sp.	0—sol.	sol.
Milium effusum L.	sol.—sp.	sp.	sol.—sp.
Orobus vernus L.	sol.	sol.	sol.
Oxalis acetosella L.	cop.$_{1-2}$	sp.	sol.—sp.
Paris quadrifolia L.	0—sol.	sol.	sol.—sp.
Polygonatum officinale All.	—	—	—
Pulmonaria obscura Dumort.	sol.	sp.	sp.—cop.
Pyrola rotundifolia L.	sol.—sp.	0—sol.	0—sol.
Ramischia secunda (L.) Garcke	sol.—sp.	0—sol.	—
Ranunculus acer L.	—	—	—
Rubus saxatilis L.	sol.	sol.—sp.	0—sol.
Solidago virgaurea L.	—	—	0—sol.
Stellaria holostea L.	sol.—sp.	sp.	sp.—cop.
Trientalis europaea L.	—	—	—
Urtica dioica L.	0—sol.	0—sol.	—
Veronica teucrium L.	—	—	—
Vicia silvatica L.	—	0—sol.	—
V. cracca L.	—	—	0—sol.
Viola canina L.	sol.	—	—
V. mirabilis L.	sol.	sol.	sol.
Среднее число видов на 100 м²	19	20	21

это заставляет отрицательно отнестись к этому слабо обоснованному «мнению экспедиции».

Старые пни и хорошее возобновление хвойных (с кислицей под ними) в липовых лесах опровергают и третье возможное положение — о первичности и коренном характере липняков.

Выпас в Удмуртии несомненно является гораздо более слабым воздействием населения на леса, нежели рубки. Именно рубки леса определяют его антропогенные и, соответственно, восстановительные смены, а выпас лишь меняет детали этого процесса на отдельных участках.

Основной причиной осуществления последовательных изменений в ряду AP-ho → →AP-t → TAP-h может считаться выборочная рубка крупномерных хвойных. Это в большинстве случаев подтверждается материалами соответствующих лесхозов, наличием остатков редких полусгнивших пней ели и пихты в последних типах и (в какой-то степени) более подчеркнуто групповым распределением растений всех ярусов — результатом постепенной выборочной рубки. Постепенное локальное осветление

Таблица 2 (продолжение)

Tilietum herbosum (T-h)	Tilietum aegopodiosum (T-a)	Tilieto-Tremuletum herbosum (TTr-h)	Tremuletum aegopodiosum (Tr-a)	Tilieto-Betuletum herbosum (TB-h)	Tilieto-Betuletum aegopodiosum (TB-a)
сплошная рубка в AP-t и TAP-h		Сплошная рубка в AP-ho			
sol.	sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	sol —sp.
0—sp.	sol.—sp.	sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	—
0—sol.	0—sol.	0—sol.	—	—	sol.—sp.
0—sol.	0—sol.	sol.	sp.—cop.$_1$	sol.—sp.	0—sol.
0—sol.	—	0—sol.	—	0—sol.	—
0—sp.	0—sol.	—	—	—	—
—	—	—	—	—	0—sol.
0—sol.	0—sol.	—	—	—	—
0—sp.	0—sol.	—	0—sol.	0—sp.	0—sp.
sp.	sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	0—sol.	0—sol.
—	—	—	—	—	0—sol.
0—sol.	0—sol.	—	—	0—sol.	sol.—sp.
0—sol.	0—sol.	—	—	0—sol.	—
—	0—sol.	—	—	—	—
—	0—sol.	—	—	—	—
sol.—sp.	0—sol.	0—sol.	—	0—sp.	0—sol.
0—sp.	—	0—sol.	0—sol.	0—sol.	—
—	0—sol.	—	0—sol.	0—sol.	sol.—sp.
0—sol.	sol.	0—sol.	0—sol.	sol.	sol.—sp.
0—sol.	0—sol.	0—sp.	—	—	—
0—sol.	0—sol.	—	—	0—sp.	0—sol.
sol.—sp.	0—sol.	sp.	sp.	0—sol.	sol.—sp.
sol.—sp.	0—sol.	—	sol.	sol.—sp.	sol.—sp.
sol.—sp.	0—sp.	0—sp	0—sp.	sol.—sp.	sol—sp.
sol.	sol.—sp.	sol.	sol.	0—sol.	0—sol.
0—sol.	0—sol.	—	0—sol.	0—sol.	—
sp.	sol.—sp.	sol.—sp.	0—sol.	0—sp.	sp.
—	—	—	—	0—sol.	—
—	—	—	—	—	0—sol.
0—sol.	—	—	—	—	—
0—sol.	0—sol.	sol.—sp.	sol.	sol.—sp.	sp.
—	—	—	—	—	—
sol—sp.	sol.—sp.	sp.	sp.	sp.	sol.—sp.
—	0—sol.	—	—	—	0—sol.
0—sol.	0—sol.	0—sol.	0—sol.	—	—
—	0—sol.	—	—	—	—
—	—	—	0—sol.	—	—
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
sol.	0—sol.	0—sol.	sol.	0—sol.	0—sol.
18	17	13	14	14	14

AP-ho малыми окнами в связи с выборочной рубкой, по мере ее интенсификации приводит сначала к развитию Abiegno-Piceetum tiliosum, и затем — Tilieto-Abiegno-Piceetum herbosum. При этом наблюдаются следующие явления. Постепенно увеличивается примесь липы, клена, вяза; порослевая (и, возможно, семенная) липа на временно осветленных местах, обильно разрастаясь в подлеске, одновременно вместе с кленом и вязом образует 2-й ярус древостоя. Далее при продолжающейся выборочной рубке развивается одноярусное смешанное насаждение, а клен и вяз усыхают, очевидно, не выдерживая сильного отенения или корневой конкуренции обгоняющей их в росте липы; одновременно основная масса порослевой липы продолжает участвовать в создании подлеска. Возобновление хвойных при этом везде достаточное и в хорошем состоянии, по прекращении выборочной рубки оно вполне способно со временем обеспечить восстановление коренного типа. В ряду AP-ho → AP-t → TAP-h увеличивается обилие видов подлеска, хотя набор их почти не меняется. В связи с этим несколько снижается общее покрытие травостоя. Видовой состав травостоя в целом почти не меняется. Однако обилие кислицы сильно уменьшается и распределение

ее все теснее связывается с отдельными елями. Уменьшается обилие и других травянистых растений хвойного леса. Обилие и роль в травяном покрове широкотравья лиственных лесов, наоборот, явно увеличивается.

При проведении сплошной рубки в AP-t и TAP-h липа главным образом порослевая, которая в этих типах леса имеется в большом количестве, очень быстро осваивает вырубленную территорию, препятствуя захвату ее породами-пионерами осиной и березой. В результате формируются Tilietum herbosum и Tilietum aegopodiosum. Причины доминирования в травяном покрове липняков (почти неизменном по составу), в одних случаях сныти, в других — всей группы широкотравья (в том числе и сныти) связаны, очевидно, с некоторыми выявляющимися на этой стадии смен экологическими различиями местообитаний, либо с теми или иными возрастными периодами становления липового леса. При этом обилие подлеска несколько снижается в результате частичного усыхания его (очевидно, также в связи с усилением затенения подлеска), а травостой становится уже полностью соответствующим типичным липовым лесам, лишь вблизи подроста ели и пихты сохраняются характерные растения хвойных лесов (кислица и др.).

При проведении сплошной рубки в AP-ho, где липа не готова к быстрому и абсолютному освоению вырубки, происходит обычная смена темнохвойных пород осиной и березой с очень большим, однако, участием и липы. При этом в травостое сохраняется гораздо больше видов различных спутников пихтово-елового леса. В этих условиях формируются Tilieto-Tremuletum herbosum, Tremuletum aegopodiosum, Tilieto-Betuletum herbosum, Tilieto-Betuletum aegopodiosum. Преобладание осины или березы в древостое, очевидно, обусловлено прежде всего налетом того или иного семенного материала при соответственном корректировании явления со стороны конкретных экологических особенностей местопроизрастания. Преобладание же в травяном покрове сныти или всей группы широкотравья можно объяснить теми же причинами, что и для соответствующих типов липняков.

Следует отметить также, что в производных березняках и осинниках обилие липы сильно увеличено, что дает основание считать, что при сплошной рубке в них они уступят свое место липнякам. Возможно, что часть липняков имеет именно такое происхождение, чего однако нам отмечать не приходилось. Второе наше предположение: естественное восстановление березняков и осинников в AP-ho в условиях южной Удмуртии происходит не непосредственно, а через TAP-h и AP-t.

Таким образом, характер рубки леса, выпас, конкретные (в пределах одного типа лесорастительных условий) экологические условия и наличие тех или иных семенных или вегетативных зачатков на территории определяют конкретный ход антропогенных смен AP-ho, причем основное доминирующее значение имеет характер рубки, а остальные факторы корректируют процесс.

Особенности развития всех производных типов леса и особенности развития в них хвойного возобновления дают все основания считать, что при длительном прекращении интенсивного воздействия человека все производные типы в процессе естественного развития вновь сменятся коренным типом AP-ho.

Изучение причин и особенностей смен типов леса совершенно необходимо для планирования рационального лесного хозяйства.

Литература

Мустафин Л. А. (1938). Типы леса и лесовозобновление в УАССР. — Пермяков Ф. И. (1955). Почвы Удмуртии. — Порфирьев В. С. (1950). Темнохвойно-широколиственные леса Северо-Востока Татарии. Уч. зап. Казанск. гос. пед. инст., 9. — Сукачев В. Н. (1930). Руководство к исследованию типов лесов. — Сукачев В. Н., С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. (1957). Методические указания к изучению типов леса. — Ткаченко М. Е. (1952). Общее лесоводство. — Фокин А. Д. (1929). Краткий очерк растительности Вятского края. Сб. «Вятский край».

(Получено 27 V 1961).

Ф. Ш. Османова

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ КРАХМАЛА И ГЕМИЦЕЛЛЮЛОЗЫ В ПОЧАТКЕ КУКУРУЗЫ В ПРОЦЕССЕ ЕГО РАЗВИТИЯ

С 5 рисунками

В стержне початка кукурузы в процессе его развития происходит накопление крахмала, гемицеллюлозы, целлюлозы и других полимерных форм углеводов, что определяет его ценность как сырья для промышленности и корма для скота. По данным В. А. Бородина (1958), из стержней початков получают более 45 фабрикатов (искусственный каучук, бумагу, вискозу, спирт, ацетон, лекарственные препа-

раты, фурфурол — сырье для изготовления пластмассы и других ценных материалов). Некоторые исследователи (Burroughs и др., 1945; Beeson a. Perry, 1952 и др.) рекомендуют сечку или муку из стержней початков для откорма крупного рогатого скота. Эти авторы опытным путем установили, что питательность стержней початков равна 64% питательности зерна. В связи с таким широким использованием початков кукурузы заслуживает тщательного изучения динамика полимерных форм углеводов в них, в частности крахмала, гемицеллюлозы и целлюлозы. Исследование особенностей процесса накопления гемицеллюлозы, целлюлозы и крахмала поможет установить наиболее выгодные сроки использования початков кукурузы в промышленности и в сельском хозяйстве.

Несмотря на наличие обширной литературы, освещающей результаты физиологических исследований по динамике накопления углеводов в растениях кукурузы, данных анатомо-микрохимического анализа накопления и распределения их в тканях початка почти не имеется.

Изучением распределения крахмальных зерен исследователи интересовались с давних времен. Сакс (Sachs, 1862 г., 1863 г.) впервые рассматривал под микроскопом распределение основных питательных веществ (белков, крахмала, жиров, сахаров) в растительных тканях.

М. В. Кострубин (1947) указывает на наибольшее количество крахмала в стебле льна в период зеленой спелости, в период бутонизации и цветения он почти отсутствует.

Н. А. Блукет (1953, 1957, 1958) на основании своих исследований по динамике накопления и расходования крахмала в вегетативных органах покрытосеменных растений пришла к заключению, что крахмалоносное влагалище играет роль вместилища запасных веществ и что крахмал в нем не является неприкосновенным, по мере расходования он вновь накапливается. При этом к периоду цветения крахмал находится в минимальном количестве, к осени его количество увеличивается в семенах и клубнях растений.

Гемицеллюлоза впервые выделена из растительного материала Э. Шульцем. При биохимическом исследовании генезиса гемицеллюлозы и пектиновых веществ в стеблях льна Кострубин (1947) указал на непрерывное увеличение гемицеллюлозы в процессе развития растений, причем обнаружил одновременное накопление пентозанов и лигнина к концу вегетационного периода. Он также установил, что абсолютное количество целлюлозы, рассчитанное на один стебель, достигает максимума в раннежелтой спелости и снижается к полной спелости.

В. Ф. Раздорский (1949) рассматривает гемицеллюлозу, откладывающуюся на стенках клеток основной паренхимной ткани, как запасной материал в семенах и вегетативных органах многих растений. Автор также указывает, что весной в тонкостенных паренхимных клетках содержится много крахмальных зерен, к осени они исчезают, но стенки клеток сильно утолщаются в результате отложения слоев гемицеллюлозы. Л. И. Джапаридзе (1953) в своем руководстве по микрохимии сообщает, что в оболочках, обозначаемых как целлюлозные, крахмальные зерна часто встречаются совместно с гемицеллюлозами, содержание которых сильно колеблется.

Приведем данные, полученные А. П. Калашниковым, В. О. Чистовым и др. (1957) при биохимическом анализе стержня початка двойного межлинейного гибрида кукурузы Краснодарская 1/49 в разные фазы развития. Так, до молочной спелости в початке в целом количество гемицеллюлозы было равно 0.83% от веса сухого вещества, целлюлозы — 0.98%; в фазе молочной спелости в стержне початка гемицеллюлозы — 9.39%, целлюлозы 8.04%; в начале восковой спелости количество гемицеллюлозы достигает 10.37%, целлюлозы 10.77%. Тем самым и эти авторы подтверждают факт увеличения содержания гемицеллюлозы и целлюлозы в тканях стержня початка по мере роста и развития растения.

По данным В. Л. Кретович (1961), в початке кукурузы содержится значительное количество гемицеллюлозы. Она представляет собой весьма подвижную форму углеводов, легко превращающуюся в сахара, и участвует в процессе формирования зерновок. При исследовании ржи установлено, что накопление гемицеллюлозы и крахмала в созревающем колосе происходит не только за счет углеводов, образующихся в листьях при фотосинтезе, но и за счет растворимых углеводов, которые содержатся в оболочках клеток ее вегетативных органов.

Задачей настоящей работы было изучение характера накопления и распределения крахмала, гемицеллюлозы и частично целлюлозы в початке кукурузы в процессе его развития.

Материал и методика

В качестве объекта исследования был взят двойной межлинейный гибрид кукурузы ВИР-25. Опыты проводились на территории Сельскохозяйственной опытной станции в г. Нальчике Кабардино-Балкарской АССР. Посев проведен 10 V 1961 квадратно-гнездовым способом, 70×70 см. Сбор и фиксация материала проводились с 28 VI по 18 IX через 3—5 дней на ранних этапах развития и через 5—7 дней на более поздних. Во всех случаях для анализа брались самые верхние початки стебля с 10 растений.

Материал фиксировался в 70° спирте. В средней трети початка делались бритвой от руки срезы, которые переносились в реактив на предметное стекло, затем помеща-

лись в каплю глицерина. Таким образом приготовлялись временные препараты для анатомического исследования.

Для выявления крахмала в клетках и установления его распределения применяли реактив йод-йодкалий. С целью растворения гемицеллюлозы срезы подвергались кипячению в 10%-й соляной кислоте в течение 2 часов и выдерживались в теплой 3%-й перекиси водорода и в слабом растворе едкого калия по 2 часа в каждом из них. Для растворения целлюлозы и гемицеллюлозы применялся реактив Швейцера. В связи с отсутствием специальных красителей для выявления наличия гемицеллюлозы мы ограничились применением реактива хлор-цинкиод, который окрашивает в одинаковой степени целлюлозу и гемицеллюлозу. Срезы окрашивались и Женевским реактивом. Наличие одревеснения клеточных оболочек устанавливалось действием флюроглюцина с соляной кислотой, по нерастворимости в реактиве Швейцера, а также по характерному окрашиванию йод-содержащими реактивами и Женевским реактивом.

Конус нарастания початка рассматривался под стереоскопическим микроскопом МБС-1, анатомические препараты исследовались под микроскопом МБИ-3. Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата системы Аббе.

Результаты исследования

Исследование накопления и расходования крахмала, а также накопления гемицеллюлозы и целлюлозы в тканях стержня початка производилось нами в соответствии с установленными Ф. М. Куперман этапами органогенеза. Так, средняя треть початка исследовалась в фазах: а) сегментации початка, б) формирования колосковых бугорков, в) заложения цветковых примордиев, г) формирования клеток археспория, д) образования зародышевых мешков, е) оплодотворения, ж) в фазе молочной спелости и во время полного созревания зерновок.

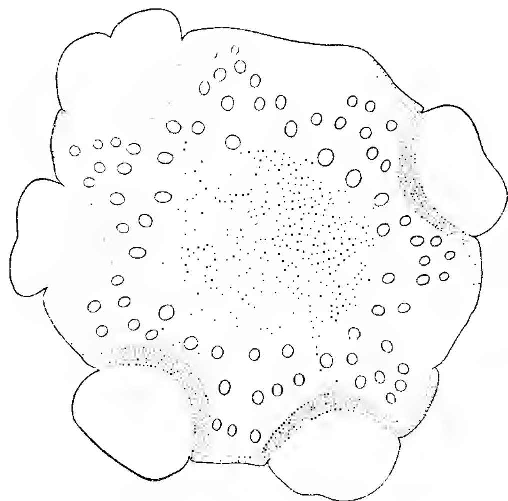


Рис. 1. Схема поперечного среза початка в период начала формирования колосковых бугорков из колосковых лопастей. Показано распределение крахмала в крахмалоносном влагалище и в сердцевинной паренхиме. Количество их показано густотой точек на схеме. Увел. 5×10.

В результате исследования молодого початка в период его сегментации было установлено, что крахмал образуется лишь в клетках сердцевины.

В фазе формирования колосковых бугорков, когда початок достигает длины около 0.6 см, начинается более интенсивное накопление крахмала не только в сердцевине, но и в клетках, расположенных по периферии стержня початка. На рис. 1, изображающем поперечный срез молодого початка, показано общее распределение крахмала. Крахмал сосредоточен в клетках тканей периферической зоны початка и в сердцевинной паренхиме. Ткань колосковых бугорков сохраняет еще меристематический характер; здесь, как и в зоне расположения прокамбиальных тяжей, крахмала не имеется. На периферии початка образуется сплошное крахмалоносное влагалище в виде зигзагообразной полосы, которая огибает полукругом колосковые бугорки у их основания. Толщина крахмалоносного влагалища и количество крахмальных зерен в клетках разных участков его не одинаковы. Так, у основания парных колосковых бугорков крахмалоносное влагалище состоит из 5—6 слоев клеток, а в межбугорковых областях — из 3—4. Количество крахмальных зерен в клетках также больше у основания, чем в остальных его частях. Периферическое крахмалоносное влагалище связано с сердцевинной паренхимой, содержащей диффузно рассеянные крахмальные зерна, заключающиеся в узких полосках крахмалсодержащих клеток, расположенных против парных колосковых бугорков. Крахмальные зерна в этот период бывают различной величины и располагаются преимущественно вокруг ядер. Центра их образования не видно в поляризованном свете, так же, как и черного креста, который очень хорошо заметен в крахмальных зернах зрелого початка.

В фазе заложения цветковых примордиев и формирования из них частей цветка, когда початок имеет длину около 1.8 см, характер расположения крахмала остается почти таким же, как и на предыдущем этапе развития, с той лишь разницей, что количество крахмальных зерен несколько уменьшается в паренхимных клетках сердцевины,

в то время как в незначительном количестве крахмал появляется в клетках зоны расположения прокамбиальных пучков, дифференцирующихся в постоянные ткани (рис. 2).

В фазе начала вытягивания столбиков пестиков и формирования археспориальных клеток семяпочки, початок имеет длину в среднем 4 см. На данном этапе развития початка распределение крахмала в тканях его значительно изменяется по сравнению с предыдущими. Участки крахмалоносного влагалища в основании колосков теряют свои резко очерченные контуры, в то время как в клетках тканей плодолистиков крахмал накопляется в большом количестве. Обнаруживается он также и в тканях колосковых и цветочных чешуй. При этом крахмал не встречается в клетках семяпочки. Наибольшее количество его сосредоточено в паренхимных клетках вокруг горизонтальных жилок, снабжающих завязь, в которых в этот период начинается дифференциация флоэмы и ксилемы. Несколько меньшее количество крахмальных зерен наблюдается в клетках, окружающих жилки внутренней проводящей системы оси початка. Еще меньше их в сердцевинной паренхиме. Совсем не встречается крахмал в клетках средней части выростов оси там, где проводящая система ее еще находится в прокамбиальном состоянии.

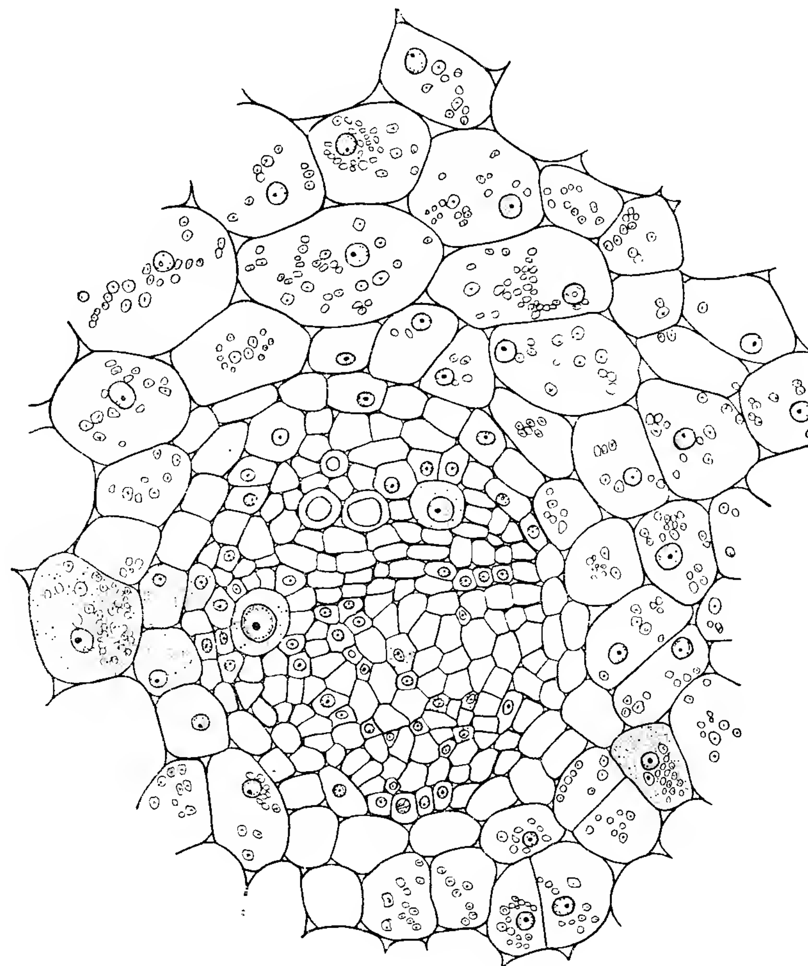


Рис. 2. Появление крахмальных зерен в паренхимных клетках, расположенных вокруг прокамбиальных пучков внутренней проводящей системы оси початка, дифференцирующихся в постоянные ткани (в период заложения цветковых примордиев из колосковых бугорков). Увел. 10×40.

Крахмальные зерна, расположенные в клетках сердцевинной паренхимы, несколько уменьшены в размере по сравнению с теми, которые находятся в периферической зоне

початка и в завязи; на основании этого можно предположить, что при перераспределении крахмала его растворение начинается в сердцевинной паренхиме.

В фазе формирования зародышевых мешков початок значительно увеличивается в размере, длина его достигает в среднем 8 см. В данный период развития порядок расположения крахмала (рис. 3) немногим отличается от предыдущего этапа образование крахмальных зерен наблюдается также и в срединных клетках выростов оси початка, что связано с начавшейся в них дифференциацией прокамбиальных тяжей.

На предыдущих этапах развития по своей величине крахмальные зерна были в 2—3 раза меньше клеточных ядер, но в период полного созревания зародышевого мешка размер крахмальных зерен превосходит величину клеточных ядер в 2—3 раза (рис. 2 и 3). Крахмальные зерна различной величины, по-видимому, разницу в их размерах можно объяснить разновозрастностью зерен.

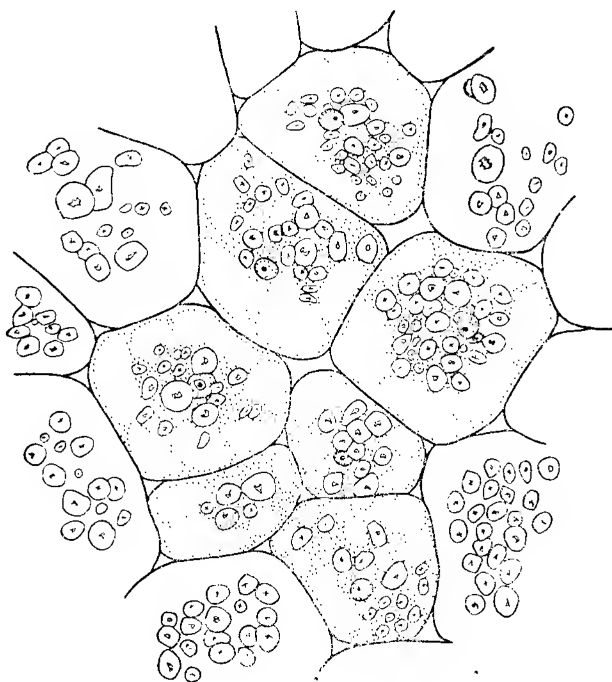


Рис. 3. Накопление крахмала в паренхимных клетках зоны расположения внутренней проводящей системы оси женского соцветия в фазе полного формирования зародышевых мешков. Увел. 10×40.

В фазе цветения — в период оплодотворения початок в среднем достигает 23 см длины. Имеющееся в тканях оси початка небольшое количество крахмала в основном распределено по периферии выростов оси и вокруг горизонтальных пучков, снабжающих завязь; в клетках межпучковой и сердцевинной паренхимы початка встречаются лишь единичные крахмальные зерна, рассеянные диффузно.

В период оплодотворения происходит изменение в строении клеточных оболочек периферической зоны стержня початка. Оно выражается в том, что на первичных клеточных оболочках начинается отложение гемицеллюлозы и целлюлозы, причем наиболее интенсивное отложение этих веществ совершается в период от оплодотворения до молочной спелости. В дальнейшем утолщение оболочек клеток происходит более замедленными темпами.

В свою очередь периферическая часть початка состоит из клеток двух типов, различающихся по форме и по характеру их расположения. Одну часть составляют пористые, удлиненные, вытянутые в радиальном направлении клетки (рис. 4), другую — округлые клетки, которые несколько меньше по своей величине, чем первые (рис. 5). Округлые клетки в окружении удлиненных располагаются островками у основания парных колосков.

Начиная от фазы молочной спелости и до полной зрелости в зерновках происходит усиленное накопление крахмала. В эти фазы развития в стержне початка встречается, как и в предшествующей фазе, незначительное количество крахмала, которое окрашивается йод-йодкалием в темно-синий цвет. В отличие от ранних фаз развития в таких крахмальных зернах наблюдается хорошо выраженный центр крахмалообразования,

на месте которого образуется трещина. По типу своему эти зерна напоминают сферокристаллы. При рассматривании крахмальных зерен с помощью поляроидов наблюдается своеобразный блеск и черный крест, что подтверждает их кристаллическую природу.

Все вышеизложенное об особенностях накопления крахмала, гемицеллюлозы и целлюлозы в клетках стержня початка исследуемого гибрида кукурузы свидетельствует о том, что накопление и распределение этих полимерных форм углеводов можно разделить на две основные стадии.

Первая стадия соответствует более ранним этапам развития (от начала сегментации оси молодого початка до процесса оплодотворения) и характеризуется резко выраженным накоплением крахмала и началом образования гемицеллюлозы и целлюлозы на стенках клеток некоторых тканей стержня початка.

Вторая стадия соответствует более поздним этапам развития (от оплодотворения и до полного созревания зерновок), на этой стадии происходит интенсивное отложение гемицеллюлозы и целлюлозы на всех стенках клеток тканей, расположенных по периферии стержня.

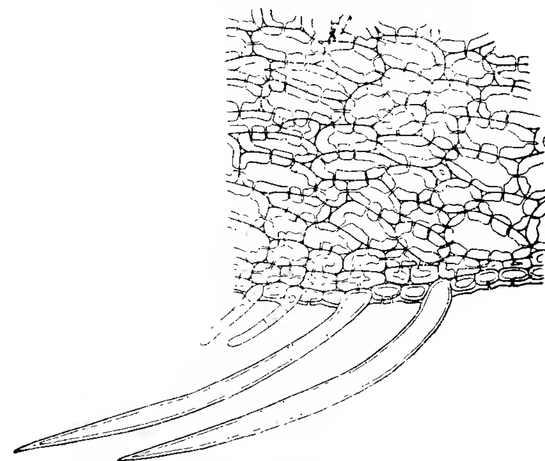


Рис. 4. Клетки в периферической зоне початка удлиненной формы с пористыми толстостенными оболочками (в фазе полной спелости) с отложениями гемицеллюлозы и целлюлозы на клеточных стенках. Увел. 10×40.

В процессе развития початка обнаруживается постепенное изменение характера распределения в нем крахмала. Так, в период формирования колосковых бугорков в его тканях появляется значительное количество крахмальных зерен, которые сосредоточены в клетках, расположенных по периферии и в середине оси женского соцветия. Периферическую зону, заполненную крахмалом, можно назвать крахмалоносным влагалищем стержня початка кукурузы. В. Г. Александров и А. В. Добротворская (1962) при исследовании гортензии (*Hydrangea paniculata* Sieb.) отметили, что в цветоножках бутонов крахмал сосредоточен в клетках пояса, окружающего центральный цилиндр, образуя крахмалоносное влагалище и в клетках сердцевинной паренхимы подобно тому, что мы наблюдали в початке.

Анатомический анализ початка показал отсутствие зерен в клетках меристематических тканей, в частности в клетках тканей колосковых примордиев, а также образовательного кольца, где происходит формирование прокамбиальных тяжей будущей проводящей системы початка. На отсутствие крахмальных зерен в меристематических тканях указывает Е. Г. Минина (1960); это явление было установлено ею при исследовании точек роста почек древесных растений.

Интересно отметить неразрывную связь между накоплением крахмала в тканях с дифференциацией прокамбиальных тяжей. Появление крахмальных зерен вокруг последних связано с периодом формирования в них флоэмных и ксилемных элементов проводящих пучков.

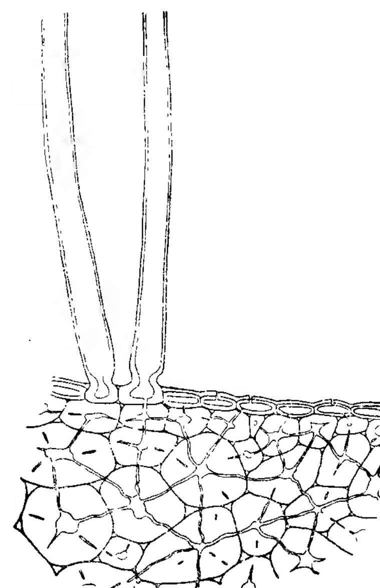


Рис. 5. Округлой формы клетки в периферической зоне початка (в фазе полной спелости) с отложениями гемицеллюлозы и целлюлозы на их оболочках. Увел. 10×40.

В процессе исследования выяснилось, что почти на всех этапах развития наибольшее количество крахмала наблюдается в клетках паренхимы вокруг проводящих пучков, снабжающих зерновки. По-видимому, это необходимо для транспортировки углеводов в растворенном состоянии в развивающиеся зерновки.

В процессе роста и развития початка количество и величина крахмальных зерен постепенно увеличиваются вплоть до наступления фазы полного созревания зароды-

шевого мешка. В дальнейшем наступает период резкого уменьшения наличия зерен в клетках, а также уменьшение их размеров. В период от молочной спелости до полного созревания зерновок крахмал в стержне початка кукурузы обнаруживается в виде единично рассеянных зерен. Отсюда можно заключить, что часть углеводов, образующихся в процессе фотосинтеза на ранних фазах развития растения, откладывается в стержне початка в виде временного запаса, а в период налива зерновок крахмал уже не накапливается в стержне початка, он направляется к месту его потребления, т. е. в зерновки.

Как отмечалось нами выше, отложение гемицеллюлозы и целлюлозы в тканях стержня початка, расположенных по периферии, а также в тканях колосковых чешуй начинается в фазе полного цветения — в период оплодотворения. Количество их увеличивается в процессе созревания и достигает своего максимума в фазе полной зрелости всего початка. Наши данные о резком утолщении клеточных оболочек у тканей периферической зоны початка в результате отложения гемицеллюлозы и целлюлозы в виде запасных углеводов косвенно подтверждаются результатами биохимического анализа, проведенного Калашниковым с соавторами (1957).

Для установления природы оболочек толстостенных периферических клеток оси женского соцветия кукурузы нами были осуществлены реакции, характерные для гемицеллюлозы и целлюлозы, рекомендуемые в руководствах Раздорского (1949), Джапаридзе (1953), М. Н. Прозиной (1960 г.), хотя все эти авторы и указывают на отсутствие специальных характерных реакций для окрашивания гемицеллюлозы. Раздорский (1949) считает, что она окрашивается теми же реактивами, что и целлюлоза, а иногда может и не окрашиваться. При действии нами на срезы хлорцинкйодом и женевским реактивом выявляется неоднородность слоев клеточных оболочек. Реактив хлорцинкйод окрашивает толстостенные вторичные отложения клеточных оболочек в светло-фиолетовый цвет, первичную и срединную оболочки — в желтый (через час после погружения в реактив), что указывает на присутствие гемицеллюлозы и целлюлозы во вторичных утолщениях и на одревеснение первичной и срединной оболочек. Женевский реактив окрашивает внутренние толстостенные отложения на оболочках клеток в розоватый цвет, что указывает на клетчатку и полуклетчатку (гемицеллюлозу), а первичную и срединную — в желтый, что говорит за их одревеснение. При этом порванные края срезов дают более интенсивную реакцию на полуклетчатку и клетчатку. По-видимому, некоторое нарушение фибриллярной структуры клеточных оболочек способствует более тесному контакту реактива с объектом.

Была предпринята попытка растворить присутствующую в оболочках клеток гемицеллюлозу в различных реактивах. При выдерживании срезов в слабом растворе едкого калия, в теплом 3%-м растворе перекиси водорода в течение двух часов, а также при кипячении в 10%-м растворе соляной кислоты в течение двух часов клеточные оболочки не растворились. Очевидно, гемицеллюлоза, обычно растворяющаяся в разбавленных кислотах и щелочах, маскируется совместным нахождением с целлюлозой и другими спутниками. В руководстве Джапаридзе (1953) указано на растворимость в реактиве Швейцера как целлюлозы, так и гемицеллюлозы. При действии на срезы реактивом Швейцера наблюдалось постепенное набухание вторичных толстостенных клеточных оболочек и последующее их растворение, причем тонкие третичные и первичные оболочки не растворяются. По всей вероятности, состав их оболочек иной, чем вторичной оболочки, судя по нерастворимости в реактиве Швейцера.

На основе проведенных микрохимических исследований и литературных данных, визуально, по характеру и по форме накопления, а также по месту и времени их отложения, мы полагаем, что гемицеллюлоза вместе с целлюлозой и другими их спутниками располагаются в оболочках толстостенных периферических клеток початка кукурузы.

Аналогично результатам наших исследований Кострубин (1947) указал на наличие большого количества крахмала в стебле льна в ранние периоды развития растения и обеднение ими, начиная с периода бутонизации и цветения. Он также указал, что к периоду полной спелости снижается абсолютное количество целлюлозы на один стебель и увеличивается содержание гемицеллюлозы (пентозанов).

Наличие большого количества гемицеллюлозы в периферической зоне оси женского соцветия кукурузы придает ему значительную твердость. Таким образом, запасы гемицеллюлозы в смеси с другими полимерными формами углеводов выполняют механическую, т. е. опорную функцию, ибо початок несет на себе огромное количество крупных зерновок. Одновременно гемицеллюлоза является питательным веществом, которое частично потребляется растительным организмом для формирования зерновок. И, наконец, эти толстостенные радиально вытянутые пористые клетки периферической зоны початка, по-видимому, принимают участие в проведении «поперечных токов» подобно гидроцитным клеткам, неоднократно описанным Александровым (1954), Александровым и Добротворской (1959). Они являются как бы связующим звеном между покровными тканями стержня початка и глубже лежащими тканями.

Таким образом, высокомолекулярные формы углеводов (гемицеллюлоза, целлюлоза, крахмал) чрезвычайно важны в метаболизме самого растения; они являются также сырьем в ряде отраслей промышленности и важным кормовым ресурсом в сельском хозяйстве.

В заключение отметим следующие моменты.

1. В связи с динамикой накопления крахмала, гемицеллюлозы и целлюлозы в тканях развивающегося початка можно выделить две основные стадии. В первой, соответствующей ранним этапам развития, происходит накопление крахмала. Во второй стадии — в поздние этапы развития — наблюдается интенсивное отложение гемицеллюлозы и ее спутников. Параллельно с этим происходит уменьшение количества крахмала в тканях стержня початка. Отложение крахмала в завязи начинается в фазе начала вытягивания рылец (формирования археспориальных клеток), причем количество его неуклонно увеличивается в процессе роста и развития початка кукурузы.

2. На основе анатомических и микрохимических анализов установлено, что в фазе зрелого зародышевого мешка в тканях стержня початка обнаруживается наибольшее количество крахмала. В связи с этим данный период развития можно считать наиболее выгодным для использования початков с растением в целом на зеленый корм или на силос. Однако лучшим сроком для силосования кукурузы является фаза молочно-восковой и восковой спелости в связи с наличием как значительного количества крахмала в зерновках, так и гемицеллюлозы (вместе с целлюлозой и другими углеводами) в стержне початка.

3. Наиболее выгодным сроком использования стержня початка как источника гемицеллюлозы и целлюлозы для промышленных целей является фаза полной зрелости початка.

В связи с наличием значительного количества питательного материала — гемицеллюлозы и целлюлозы в початке можно рекомендовать практикам шире применять измельченные стержни початков кукурузы на корм крупному рогатому скоту.

Работа выполнена в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в отделе морфологии и анатомии растений под руководством В. Г. Александрова. Выражаю глубокую благодарность своему научному руководителю за непосредственную помощь и ценные указания.

Литература

Александров В. Г. (1954). Анатомия растений. — Александров В. Г. и А. В. Добротворская. (1959). Физиологическая анатомия эпидермиса листоподобных органов колоса пшеницы. Колосковая чешуя. Бот. журн., 6. — Александров В. Г. и А. В. Добротворская. (1962). О гермафродитизме цветка покрытосеменных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 5. — Блукет Н. А. (1953). Динамика крахмала в стебле малины обыкновенной. Изв. ТСХА, 3. — Блукет Н. А. (1957). К вопросу об изучении крахмала у представителей однодольных растений. Докл. ТСХА, 28. — Блукет Н. А. (1958). О крахмалоносном влагалище и статолитной теории Габерландта и Немеца. Докл. ТСХА, 39. — Бородин В. А. (1958). Стержни початков — заменители пищевого сырья. Кукуруза, 7. — Джапаридзе Л. И. (1953). Практикум по микроскопической химии растений. — Калашников А. П., В. О. Чистов, С. И. Линман, А. П. Калашникова. (1957). Питательность кукурузы в разные фазы ее развития. Вестн. с.-х. науки, 5. — Кострубин М. В. (1947). Генезис пектиновых веществ и гемицеллюлоз в стеблях льна. Уч. зап. Орловск. гос. пед. инст., сер. естествозн. и химии, 2. — Кретович В. Л. (1961). Основы биохимии растений. — Куперман Ф. М., Е. И. Ржанова, Т. А. Капитонова и др. (1955). Основные этапы формирования органов плодоношения злаков. — Минина Е. Г. (1960). Определение пола у лесных древесных растений. Тр. Инст. леса АН СССР, 48. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Beeson W. M., T. W. Peery. (1952). Balancing the nutritional deficiencies of roughages for beef steers. Journ. Animal Sci., 11. — Burroughs W., P. Gerlaugh, A. F. Schalk, E. A. Silver, E. E. Kunkle. (1945). The nutritive value of corn cobs in beef cattle rations. Journ. Animal Sci., 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 11 VI 1962).

С. А. Пайзиева

О ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *COUSINIA* CASS. и *ARCTIUM* L.[1]

С 2 рисунками

Изучение приспособления растений к неблагоприятным условиям существования имеет большое теоретическое и практическое значение. Приспособление различных видов растений к одинаковым условиям обитания может осуществляться разными

[1] Работа выполнена под руководством проф. В. К. Василевской.

путями, поэтому изучать этот процесс надо на видах, близких в генетическом отношении.

Многие виды, обитающие в суровых условиях, характеризуются сильным сокращением периода жизни, вместе с тем в этих условиях могут идти изменения растений и в направлении перехода к многолетию. Исследованиями Е. П. Коровина (1934) и М. Г. Попова (1940) установлено, что в пустынях Средней Азии и Казахстана господствуют по видовому составу (до 60—80%) однолетние растения, по мере же поднятия в горы и в предгорных районах увеличивается число многолетних видов. Многолетие сопровождается более мощным развитием корневой системы, более быстрым развитием ассимиляционных органов, более обильным плодоношением.

Род *Cousinia* Cass. (Кузиния) является одним из самых характерных родов ксерофильной Переднеазиатской и Среднеазиатской флоры. Этот род очень крупный, насчитывающий около 500 видов. Виды *Cousinia* — однолетние, двулетние и многолетние травянистые растения, распространенные в восточной части Малой Азии, Передней и Средней Азии, в частности, в Казахстане и на Кавказе, в западном Гималае и отчасти в Тибете, на севере равнинной Центральной Азии (Григорьев, 1955).

Род *Arctium* L. (лопух), представлен 7—8 видами; это широколистные, мезоморфные травы, преимущественно сорные, рудеральные, распространенные весьма широко, главным образом в более северных, умеренновлажных лесных областях. Некоторые из этих видов нередко обитают во влажных и тенистых лесах и никогда не встречаются в засушливых условиях.

Ю. С. Григорьев (1955) вслед за А. Л. Тахтаджяном (1937) и М. Г. Поповым (1941) считает, что роды *Cousinia* и *Arctium* в генетическом отношении связаны друг с другом. С. В. Юзепчук и Е. В. Сергиевская (1957), описывая новые виды рода *Arctium* L., также подчеркивали родственную связь этих родов. Мы не пытаемся решать вопрос о генезисе этих родов, тем более, что род *Cousinia* большой и полиморфный. Наше внимание привлекли *Cousinia umbrosa*, *C. pseudoarctium* и *Arctium leiospermum*. Наша задача была сравнить онтогенез этих 2 видов кузинии с лопухом, поскольку все три вида признаются генетически близкими и мало различаются по внешнему облику.

C. umbrosa обитает в предгорьях и нижнем поясе гор на высоте до 2700 (3000) м в тенистых местообитаниях, сорничает на посевных площадях Средней Азии. Она встречается в предгорьях и в горах Тянь-Шаня, Памиро-Алая и Копет-Дага, а также Ирана и Афганистана. *C. pseudoarctium* растет в средней полосе гор Памиро-Алая на высоте 1500—2700 м, она чаще сорничает на залежах, но иногда встречается и среди древесно-кустарниковой растительности. *A. leiospermum* растет в Средней Азии по долинам рек, вдоль ручьев и арыков, у родников, встречается как сорняк в посевах, на залежах и в садах.

Постоянные наблюдения за ростом и развитием этих видов проводились на участке Института ботаники АН УзССР, под Ташкентом, на протяжении первого, второго и третьего года жизни растений (с 1959 по 1961 г.).

Мы стремились выявить различия этих видов, начиная с ранних этапов их онтогенеза. Основное внимание при этом уделялось выяснению: продолжительности роста розеточных листьев, времени заложения в розетке пазушных почек, времени перехода растения в генеративную фазу, а также отмиранию генеративного побега и растения в целом.

C. umbrosa и *C. pseudoarctium* — крупнолистные мезоморфные растения. По морфологическому и анатомическому строению оба вида сходны. Поэтому даем общее описание роста их и развития.

Общей особенностью вегетации *C. umbrosa* и *C. pseudoarctium* является то, что они имеют период обязательного ежегодного летнего покоя примерно в конце июня. Всходы *C. umbrosa* и *C. pseudoarctium* в благоприятную весну появляются обычно во второй половине марта. Прорастание у кузиний, как и у других сложноцветных, надземное, в благоприятных условиях они дают 100% всхожести.

У 2—5-дневного проростка (Пайзиева, 1961) первые два листа закладываются супротивно. Последующие листья вегетативного побега на сильно укороченных междоузлиях развиваются поочередно, образуя крупнолистную розетку. Поэтому листовые следы в узле располагаются тесно и образуют несколько кругов проводящих пучков. Структура вегетативного укороченного стебля по расположению пучков напоминает структуру стебля однодольных растений. Эту особенность строения стебля отмечала и М. И. Савченко (1956 г.) для других сложноцветных, имеющих розеточную форму роста. У видов кузиний в первый год вегетации образуется розетка, которая состоит из 12—13 листьев. Рост листьев происходит быстро, в течение примерно 30 дней. В пазухе самых первых листьев после окончания их роста и через 20 дней после появления следующих 5—6 листьев начинают развиваться почки. По мере прекращения роста каждого нового листа, в его пазухе также происходит формирование пазушных почек.

Очаг меристемы, из которой развивается со временем почка, как установили Рами и Парамешваран (Rami и Parameswaran, 1961), образуется почти одновременно с заложением листа. Но наши наблюдения показали, что развитие почек начинается только после того, как прекратится рост листа.

В первый год вегетации, в конце июня, розеточные листья уже начинают засыхать. Ко времени ухода растения в покой в пазухе почти каждого его листа выступают полностью сформированные пазушные почки (рис. 1, *1*, *2*). Верхушечная почка вегетативного побега имеет 5—6 зачаточных листьев. Пазушные почки не имеют почечных чешуй, некоторые из них имеют около 10 зачаточных листьев. Очевидно быстрое прекращение роста листьев, а затем их отмирание оказывают большое влияние на формирование почек; из экспериментальных работ известно, что удаление листа стимулирует развитие его пазушной почки (Кондратьева-Мельвиль, 1950, 1956).

Хорошо развитым надземным органам соответствует хорошо развитая корневая система. Главный корень кузинии идет на глубину до 150 см, он имеет 4—5 крупных многократно ветвящихся боковых корней, которые лежат на глубине 20 см и растут горизонтально. На боковых корнях уже в первый год жизни растений образуются придаточные почки. Таким образом, *C. umbrosa* и *C. pseudoarctium* идут в зиму с большим количеством сформированных почек как в пазухе листьев, так и на корнях.

На второй год весной — со второй половины марта, начинается рост листьев верхушечной почки. Первые 5—6 листьев ее были заложены еще в конце первого года вегетации, остальные 5—6 залагаются и развиваются по мере роста стебля. На втором году жизни растения образуют также розетку листьев в числе 10—13. После

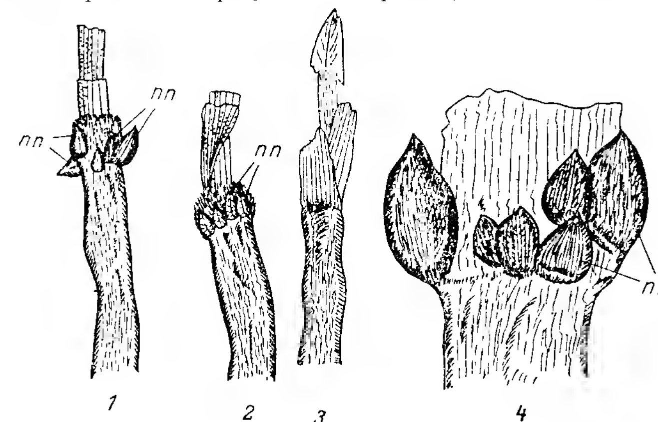


Рис. 1. Каудексы — укороченные участки стебля.

1 — Cousinia umbrosa; *2 — C. pseudoarctium*; *3 — Arctium leiospermum* в конце первого года вегетации; *4 — C. umbrosa* в конце второго года, после отмирания генеративного побега. *пп* — пазушные почки.

появления 9—10 листьев, примерно в конце апреля, из меристемы верхушки главного побега начинает формироваться генеративный побег. У изученных нами растений при переходе в генеративную фазу, так же, как и у других сложноцветных (Philipson, 1949; Савченко, 1952 г.; Василевская, 1962), конус нарастания побега заметно увеличивается в размере и принимает булавовидную форму. Вместе с тем ближайшие пазушные почки также увеличиваются и становятся булавовидными. У *C. pseudoarctium* переход к генеративному развитию совершается на третий год вегетации (рис. 2, *2*).

Разветвленный генеративный побег кузиний имеет до 20—22 листьев, общая высота его 140—150 см; он несет на каждом растении до 1200—1500 корзинок. После плодоношения мощный генеративный побег целиком отмирает (рис. 2, *1*). Однако каудекс сохраняется жизнеспособным (рис. 1, *4*). Н. А. Козлова (1953) установила для полукустарничков, что длина отмирания генеративного побега определяется положением вегетативной почки. Действительно, мы можем подтвердить, что отмирание тканей генеративного стебля останавливается на уровне первых почек возобновления. Анатомическая структура стебля показывает, что почки стимулируют в нем деятельность камбия и энергичные процессы новообразования элементов, останавливающие процесс отмирания, и поэтому растение продолжает жить. Развивающиеся вегетативные побеги стимулируют деятельность камбия и вызывают восходящую дифференциацию вторичной древесины (Александров и Александрова, 1932).

В природе мы находим кузинии в возрасте 7—9 лет с хорошо выраженными в корне годичными слоями. Однако предельного возраста этих видов мы не знаем.

Arctium leiospermum, лопух, — двулетнее травянистое растение. Всходы лопуха при благоприятных условиях появляются во второй половине марта. Прорастание семян надземное. Процент всхожести 100%. В первый год вегетации у *A. leiospermum* образуется розетка из 12—13 листьев, расположенных по спирали на укороченном стебле. Листья более крупные, чем у кузиний, и они растут в 2 раза дольше, т. е. около 60 дней. Растения вегетируют до поздней осени, с наступлением заморозков все листья розетки отмирают. Жизнеспособным остается только один укороченный вегетативный побег, верхушечная почка которого имеет 5—6 листовых примор-

дней. К зиме, благодаря погружению в почву побега, почка оказывается на уровне почвы. После зимнего покоя рано весной, примерно во второй половине марта, растения трогаются в рост, образуются розеточные листья. По мере того как листья заканчивают рост, в пазухе каждого из них начинается образование пазушной почки.

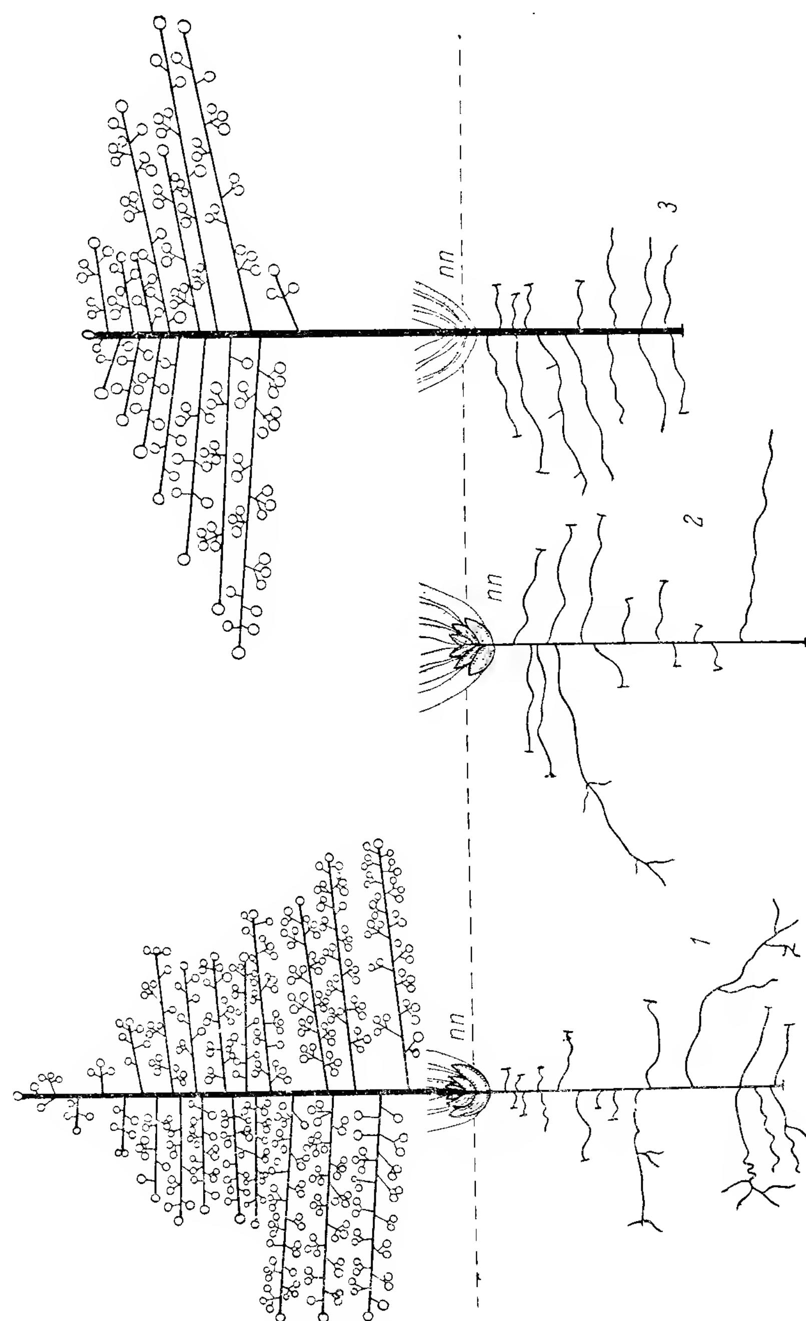


Рис. 2. Схема одновозрастных растений *Cousinia* и *Arctium*, второй год вегетации.

1 — *C. umbrosa*; *2* — *C. pseudoarctium*, переход к генеративному развитию совершается на третий год вегетации; *3* — *A. leiospermum*. *Толстая линия* — длина отмирания генеративного побега и растения в целом; *пп* — пазушные почки.

После образования 10—11 розеточных листьев конус нарастания верхушечной почки увеличивается в размерах и изменяет свою форму, растение переходит в генеративную фазу.

Еще в прошлом веке было установлено, что с переходом растения в генеративную фазу, рост его вегетативных органов замедляется (Спенсер, 1899). В настоящее время Б. А. Келлер (1948), Ю. Л. Цельникер и О. А. Семихатова (1957) и В. О. Казарян (1959), изучая закономерности онтогенеза у многолетних травянистых и древесных растений, экспериментально доказали, что с наступлением генеративной фазы

рост вегетативных почек прекращается. У исследуемого вида лопуха после перехода к генеративному развитию вегетативные пазушные почки нижних ярусов, образовав несколько зачаточных листьев (до семи), приостанавливают свой рост, а в пазухах листьев верхних ярусов формируется лишь меристематический бугорок.

Разветвленный генеративный побег лопуха имеет до 16—18 листьев, его высота 120—130 см, он несет в среднем на каждом растении до 300 корзинок (рис. 2, *3*). Главный корень лопуха идет на глубину до 130 см, он имеет 4—5 боковых корней, последние менее разветвленные, чем у кузиний.

У *A. leiospermum* в первый год жизни в связи с медленными темпами развития листьев пазушные почки не закладываются. На втором году жизни пазушные почки начинают закладываться почти одновременно с генеративным побегом; подавленные развитием последнего почки оказываются слабо развитыми и не могут противостоять отмиранию генеративного побега, и растения после плодоношения целиком отмирают.

Отмирание является не только следствием истощения организма, так как все питательные вещества тратятся им на формирование большого количества плодов и семян (Molisch, 1929), но в большей степени результатом замирания деятельности камбия. Генеративный побег не побуждает камбий к деятельности, в растении не образуется новых элементов флоэмы и ксилемы, а ткани, образованные прежде, сильно одревесневают (Радкевич, 1928; Александров и Александрова, 1931).

Ценной работой, в которой освещаются принципы изучения жизненных форм, является работа Козловой (1953): она пришла к выводу, что при определении жизненной формы нельзя принимать за критерий отдельные признаки, а необходимо изучать в динамике и единстве процессы возобновления и отмирания органов растения.

У *C. umbrosa* и *C. pseudoarctium* ксероморфоз сопровождается повышением темпа развития листьев. После прекращения роста листьев уже в первый год вегетации у этих видов успевают сформироваться 8—10 пазушных почек. Большое количество пазушных почек и обусловливает переход растения к многолетию. Таким образом, у кузиний отмирание генеративного побега приостанавливается в узле в связи с наличием в нем крупных и вполне сформированных вегетативных почек. Большое число пазушных и придаточных почек у кузиний ведут себя как спящие. Приспособительное значение спящих почек для полукустарников и многолетних трав осветили И. Г. Серебряков (1952) и А. П. Стешенко (1956).

Проведенная работа показывает, что при изучении жизненных форм необходимо обращать внимание на продолжительность роста листа как фактор, влияющий на заложение почек возобновления и на степень развития последних к моменту перехода растения в генеративную фазу.

Сопоставление онтогенеза двух видов кузинии с лопухом позволяет нарисовать следующую картину. В связи с приспособлением видов кузинии к условиям предгорной зоны у них происходит повышение темпов органогенеза, более быстрое формирование листьев по сравнению с лопухом, что приводит к более раннему заложению и сильному развитию пазушных почек, которые и обеспечивают многолетие этих видов.

Литература

Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1931). О раздревеснении ксилемы и одревеснении флоэмы в сосудисто-волокнистых пучках стебля подсолнечника. Сб.: Двадцать пять лет педагогической и общественной работы акад. Б. А. Келлера. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1932). О влиянии веток на структуру стебля травянистого растения. Тр. Прикл. бот., генет. и селекц., сер. III, 2. — Василевская В. К. (1962). Изменения анатомического строения верхушки побега в онтогенезе космеи (*Cosmos bipinnatus* Cav.). — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации семенных растений. — Казарян В. О. (1959). Физиологические основы онтогенеза растений. — Келлер Б. А. (1948). Основы эволюции растений. — Козлова Н. А. (1953). Анатомо-экологическая характеристика полукустарников восточного Крыма. Бот. журн., 4. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1950). Структурные процессы, происходящие при выщипывании веток у томатов. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., отд. бот., 2, 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1956). О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Бот. журн., 9. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. — Пайзиева С. (1961). Строение проростков некоторых видов рода *Cousinia* Cass. и *Arctium* L. Вопр. биолог. и краевой медицины, 2, Ташкент. — Попов М. Г. (1940). Растительность Казахстана. Тр. Казахск. фил. АН СССР, 18. — Попов М. Г. (1941). Материалы к флоре Зеравшанской долины, сем. Сложноцветных. Тр. Узбекск. гос. унив., нов. сер., 27, биолог., 4. — Радкевич О. Н. (1928). Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Ср. Азии. Изв. Гл. бот. сада, 4. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Спенсер Г. (1899). Основания биологии. Соч. Герберта Спенсера, II. — Стешенко А. П. (1956). Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Тр. АН Тадж. ССР,

L. — Тахтаджян А. Л. (1937). Род *Cousinia* и его кавказские представители. Тр. Армянск. филиала АН СССР. Биолог. сер., II. — Цельникер Ю. Л. и О. А. Семихатова. (1957). О соотношении вегетативного и генеративного этапов развития у побегов некоторых древесных пород. Бот. журн., 7. — Юзепчук С. В. и Е. В. Сергиевская (1957). Ботанические материалы Гербария Бот. инст. АН СССР, XVIII. — Molisch H. (1929). Die Lebensdauer der Pflanzen. — Philipson W. R. (1949). The ontogeny of the shoot apex in dicotyledoneus. Biological reviews of Cambridge Philosophical society, 24, 4. — Rami M. V. a. N. Parameswaran. (1961). Ontogeny of the vegetative axillary bud in *Clerodendron acullatum* Proc. Indian Acad. Sci., 54, 3.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 29 III 1962)

Г. К. Алимова

ЦИТОХИМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РАЗВИТИЯ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ С ТЕХАССКИМ И МОЛДАВСКИМ ТИПОМ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ

С 3 рисунками

В настоящее время в практике сельского хозяйства особенно широко используются гибридные семена кукурузы. Современная гибридная кукуруза — это двойные межлинейные гибриды, превосходящие по урожайности на 20—30% сорта и межсортовые гибриды. Двойные межлинейные гибриды выделяются и другими ценными качествами: неполегаемостью, устойчивостью к ряду заболеваний (Баранов, Дубинин, Хаджинов, 1953). Однако производство гибридных семян кукурузы требует удаления метелок на материнских растениях. Эта работа выполняется вручную и требует больших затрат труда. Использование цитоплазматической мужской стерильности в производстве гибридных семян устраняет необходимость обрывания метелок и тем самым сокращает затраты труда на 50—75% (Хаджинов, 1957).

Явление цитоплазматической мужской стерильности у растений обусловлено стерильностью пыльцы, наследуемой через цитоплазму. Цитоплазматическая мужская стерильность известна для многих сельскохозяйственных культур (сводка Edwardson, 1956). У кукурузы явление цитоплазматической мужской стерильности было открыто в СССР Хаджиновым в 1930 г. и в США Родсом в 1931 г. Передача стерильности пыльцы, хотя и осуществляется через цитоплазму материнского растения, но проявление стерильности в гибриде зависит от определенных наследственных особенностей отцовского растения (Хаджинов, 1957). Цитоплазматическая мужская стерильность является результатом взаимодействия ядра и стерильной цитоплазмы.

К настоящему времени у кукурузы известно несколько типов цитоплазматической мужской стерильности, вызванных различными наследственными изменениями цитоплазмы. В 1961 г. вышла большая обзорная сводка В. Г. Смирнова, где приводятся известные к настоящему моменту типы стерильности кукурузы и освещаются вопросы наследования и использования признака цитоплазматической мужской стерильности в селекции кукурузы (Смирнов, 1961).

Для нашего исследования, по предложению М. И. Хаджинова, были взяты два типа цитоплазматической мужской стерильности — техасский и молдавский типы, различающиеся происхождением, наследственностью и внешними проявлениями этого признака.

Техасский тип стерильности был впервые обнаружен в техасском сорте 'Mexican June' американскими исследователями. Затем повторно в 1954 г. стерильные растения из этого же образца были выделены Хаджиновым (Хаджинов, 1957).

Молдавский тип стерильности был открыт в 1953 г. на Кубанской опытной станции ВИРа в коллекционных образцах, происходящих из Молдавии и Сев. Осетии (Галеев, 1957). В сортах молдавского происхождения стерильные по пыльце растения были повторно найдены А. Е. Коварским (1959).

Различие в наследственных изменениях цитоплазмы в растениях этих типов стерильности определяет подбор отцовских линий, восстанавливающих фертильность пыльцы в гибридах. По данным Хаджинова (1959), линии ВИР-44, КНИИСХ 2КЖЗ-35, КНИИСХ-356 полностью восстанавливают фертильность пыльцы у гибридов с техасским типом стерильности, в то время как по отношению к молдавскому типу стерильности эти линии являются закрепителями стерильности; линия КНИИСХ ГБ-167 — восстановитель фертильности у растений с молдавским типом стерильности и закрепитель стерильности техасского типа.

Оба эти типа стерильности различны и по своему внешнему выявлению. У техасского типа пыльники сильно дегенерированы, почти не содержат пыльцы и при цветении очень редко выступают из колосков. У молдавского типа пыльники содержат небольшое количество пыльцевых зерен, преимущественно недоразвитых, часто выступают из колосков, но не пылят (Галеев, 1959).

Мы попытались выяснить морфологические и цитохимические особенности формирования пыльцевых зерен у растений кукурузы с различными типами цитоплазматической мужской стерильности: техасским и молдавским.

Материал и методика

Фиксация материала проводилась летом 1959 г. на полях отдела селекции кукурузы Краснодарского научно-исследовательского института сельского хозяйства. Техасский и молдавский типы стерильности были взяты на ядерной основе линии ВИР-51. Колоски брались с растений фертильной линии ВИР-51, взятой в качестве контроля, и ее стерильных аналогов: ВИР-51 с техасским типом стерильности четвертого года насыщения и ВИР-51 с молдавским типом стерильности четвертого года насыщения.

Материал фиксировался смесью Карнуа и 80° спиртом с формалином.

На срезах пыльников, фиксированных по Карнуа, проводились следующие цитохимические окраски: реакция Фёльгена на ДНК; окраска по Унна метиловым зеленым с пиронином на ДНК и РНК; реакция на полисахариды по Шабадашу-Хочкису (Роскин и Левинсон, 1957).

Срезы пыльников, фиксированных спирт-формалином, окрашивались прочным зеленым по Ольферту при рН-8.2 на основные белки, при рН-2.2 на суммарные белки.

Для более объективной оценки содержания РНК и суммарных белков в цитоплазме и ядрышках материнских клеток пыльцы и микроспор фертильных и стерильных растений был использован микроскоп сравнения и колломерические шкалы, предложенные П. В. Макаровым.

Результаты исследования

Мейоз в материнских клетках пыльцы как при техасском, так и при молдавском типе стерильности проходит без видимых отклонений от нормы, что согласуется с данными Родса (1933 г.), Шварца, Роджерса и Эдвардсона (Rogers a. Edwardson, 1952), Бриггла (Bridgle, 1956), Куперман и др. (1959), Устиновой (1959).

Различий в содержании ДНК, РНК и полисахаридов в материнских клетках пыльцы фертильных и стерильных растений мы не обнаружили, что расходится с данными Е. Н. Устиновой (1961).

Первые отклонения от нормального развития пыльников мы наблюдали у растений с техасским типом стерильности вскоре после распадения тетрад микроспор. В полости гнезд отдельных пыльников были обнаружены включения в виде зернистой массы, занимающей значительную часть гнезда или в виде крупных глобул. Интенсивность их окраски на РНК и суммарные белки равна интенсивности окраски материнских клеток пыльцы и клеток тапетума. На более поздних этапах формирования микроспор эти включения лизируют. Природа включений неизвестна (рис. 1, *А*, *Б*, *В*).

Первые картины дегенерации микроспор были обнаружены нами в пыльниках растений с этим же типом стерильности. По данным С. Н. Коробовой (1961) и нашим наблюдениям, у фертильных растений кукурузы на ранних этапах роста микроспор в их цитоплазме образуется много мелких вакуолей, позднее эти вакуоли сливаются в одну большую одностороннюю вакуоль, оттесняющую основную массу цитоплазмы вместе с ядром в пристенное положение (рис. 2, *А*). По нашим наблюдениям, в микроспорах техасского типа стерильности проходит только первый этап вакуолизации. Мелкие вакуоли не сливаются в одну большую вакуоль, вакуолизация цитоплазмы микроспор техасского типа стерильности приобретает все более пенистый характер. По мере роста микроспоры цитоплазма собирается в уплотненный комок, отходя от оболочек (рис. 2, *Б*).

Синтез РНК и белков на этапе роста микроспоры заметно снижен, о чем можно судить по уменьшению размеров ядрышка и снижению интенсивности его окраски (по меньшей мере в 2 раза) по сравнению с ядрышком материнской клетки пыльцы, если принимать положения Штиха об участии ядрышка в синтезах (Штих, 1956).

В микроспорах растений с техасским типом стерильности падение интенсивности окраски на РНК и белки выражено значительно сильнее (почти в 2 раза) по сравнению с контролем и молдавским типом стерильности. На первых этапах дегенерации микроспор техасского типа стерильности различий в степени окраски ядрышек на РНК по сравнению с контролем не наблюдалось. Часто в цитоплазме микроспор техасского типа стерильности можно видеть крупные гранулы РНК. Нарушения в развитии пыльцевого зерна техасского типа стерильности выявляются на ранних этапах формирования одноядерной микроспоры, далее развитие микроспоры не происходит;

к моменту пыления метелок в гнездах пыльников только пустые деформированные оболочки.

У молдавского типа стерильности, по нашим наблюдениям, формирование и деление одноядерной микроспоры и ранние этапы развития двуклеточного пыльцевого зерна проходят без видимых отклонений от картин развития микроспор контроля, тогда как Устинова (1959, 1961) отмечает картины дегенерации микроспор у этого же типа стерильности на этапе одноядерной микроспоры.

Во время интенсивного синтеза РНК, белков и полисахаридов в пыльцевом зерне в пыльниках растений с молдавским типом стерильности наблюдаются дегенерирующие пыльцевые зерна. Пыльцевые зерна несколько сжаты: в цитоплазме одних из них различимо вегетативное ядро, у других — вегетативное и генеративное ядра; третьи представлены оболочками с остатками дегенерирующей цитоплазмы (рис. 3, *Б*). У контроля на этом этапе полноценное пыльцевое зерно — без сжатия оболочки, цитоплазма равномерно распределена по всему пыльцевому зерну, вегетативное ядро и генеративная клетка расположены в центре зерна (рис. 3, *А*). Зрелые пыльники молдавского типа стерильности содержат дегенерировавшие пыльцевые зерна с остатками цитоплазмы, красящейся на РНК, белки, крахмал, и с полуразрушенным генеративным ядром. Встречаются единичные пыльцевые зерна, полноценные по содержанию РНК, белков и крахмала, но с генеративным ядром, остановившимся в развитии на стадии ранней телофазы.

В обоих типах цитоплазматической мужской стерильности, по нашим наблюдениям, первоначально дегенерирует цитоплазма, тогда как ядра некоторое время сохраняют свою нормальную жизнедеятельность.

По данным Коробовой (1961), изучавшей формирование пыльцевого зерна у инцухт-линий кукурузы, где стерильность вызывается гомозиготным состоянием летальных мутаций, в большинстве случаев — это картины дегенерации ядер.

Сопоставление наших наблюдений с данными Коробовой (1961) еще раз указывает на различие причин, вызывающих стерильность пыльцы; в нашем случае стерильность вызвана наследственными изменениями цитоплазмы, стерильность пыльцы у инцухт-линий — ядерными факторами.

Выводы

1. Результаты нашего исследования показывают, что мейоз в материнских клетках пыльцы у растений как с техасским, так и молдавским типами цитоплазматической мужской стерильности проходит без видимых отклонений от нормы, нарушения в развитии микроспор выявляются несколько позднее.

2. У техасского типа стерильности в гнездах пыльников вскоре после распадения тетрад микроспор наблюдаются включения неизвестной природы. Первые картины дегенерации микроспор были отмечены на стадии одноядерной микроспоры, в период вакуолизации цитоплазмы и заметного снижения содержания РНК и белков.

У молдавского типа стерильности дегенерация пыльцевых зерен была отмечена лишь на стадии двуклеточного пыльцевого зерна, во время усиленного синтеза РНК, белков и полисахаридов.

Литература

Баранов П. А., Н. П. Дубинин, М. И. Хаджинов. (1955). Проблема гибридной кукурузы. Бот. журн., 4. — Галеев Г. С. (1957). На Кубанской опытной станции ВИР. Кукуруза, 12. — Галеев Г. С. (1959). Метод получения межлинейных гибридов со стерильной пыльцой материнских гибридов. Вести. с.-х. науки, 6. — Коварский А. Е. (1959). Генетико-селекционная работа с кукурузой. Кукуруза, 12. — Коробова С. Н. (1961). Эмбриологическое исследование кукурузы. Канд. диссерт., М. — Куперман Ф. М., Н. Я. Марьяхина, А. М. Байсугурова. (1959). К диагностике мужской стерильности кукурузы. Кукуруза, 5. — Роджерс Д., Д. Эдвардсон. (1955). Использование инбридных линий с цитоплазматической мужской стерильностью для получения гибридной кукурузы. Гибридная кукуруза. — Роскин Г. И., Л. Б. Левинсон. (1957). Микроскопическая техника. — Смирнов В. Г. (1961). Цитоплазматическая мужская стерильность у кукурузы. Сб. 1. Исследования по генетике. Изд. ЛГУ. — Устинова Е. Н. (1959). К изучению мужской стерильности у кукурузы. ДАН, 127, 3. — Устинова Е. Н. (1961). Цитологические данные о мужской стерильности у кукурузы. Цитология, 3, 3. — Хаджинов М. И. (1957). Селекция самоопыленных линий кукурузы со стерильной пыльцой и линий-восстановителей фертильности.

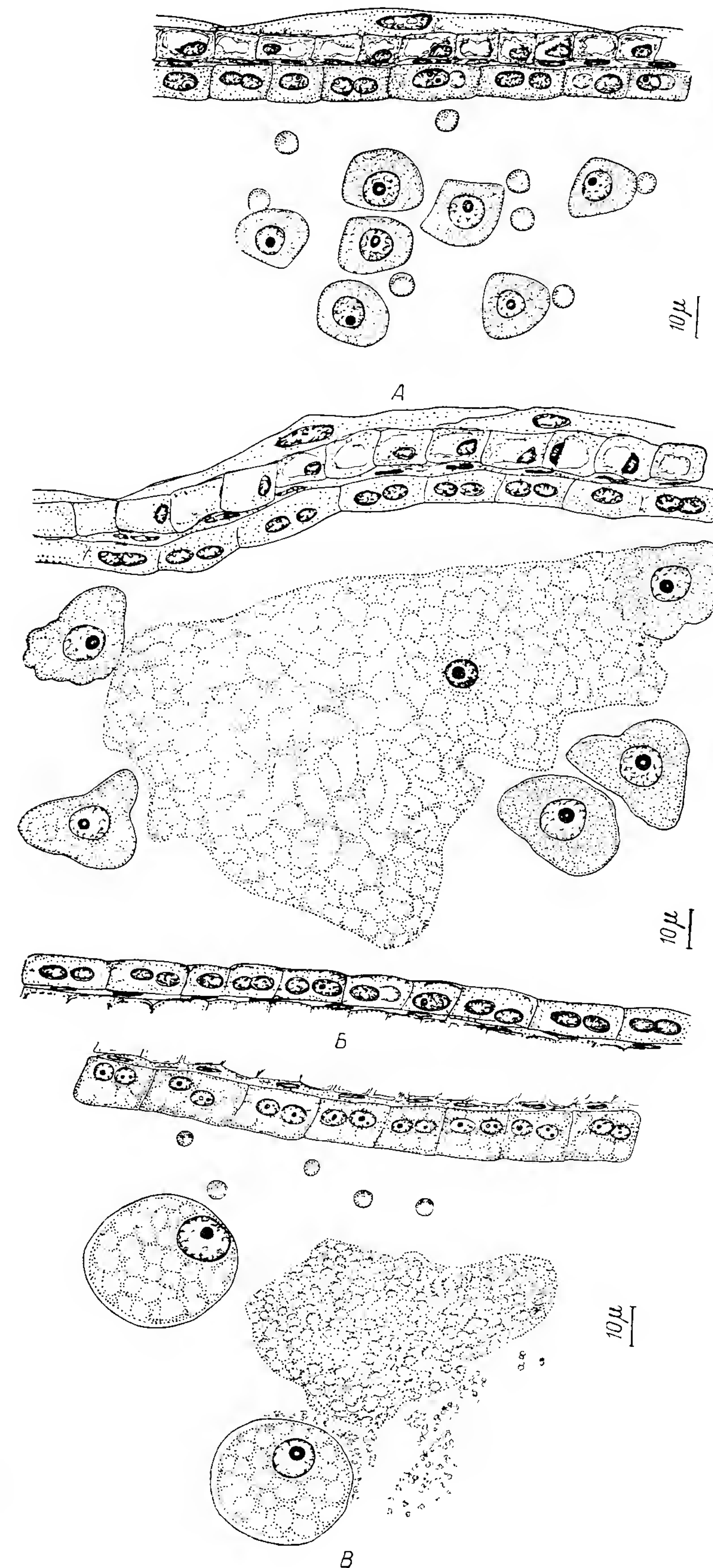


Рис. 1. Продольный срез через гнездо пыльника. Включения в пыльниках растений с техасским типом цитоплазматической мужской стерильности.

А — глобулярные включения, микроспоры. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном; *Б* — включения в виде зернистой массы, обволакивающей микроспоры. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном; *В* — начало лизиса включений. Окраска железным гематоксилином, по Гайденгайну.

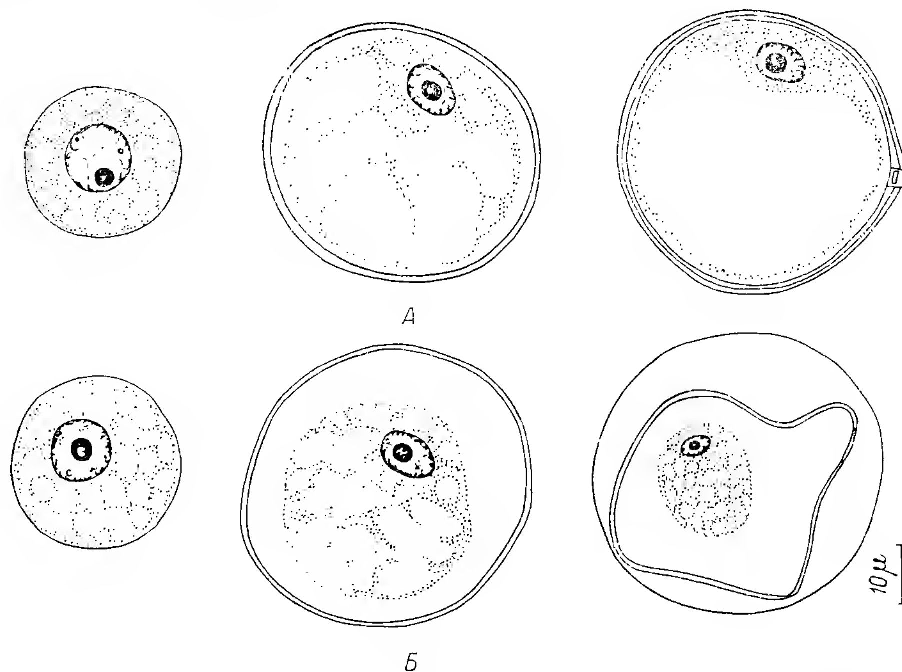


Рис 2. Сравнительные картины вакуолизации цитоплазмы одноядерной микроспоры у контроля и растений с техасским типом цитоплазматической мужской стерильности. Окраска, по Унна, метиловым зеленым с пиронином.

А — микроспоры контроля; *Б* — микроспоры техасского типа стерильности.

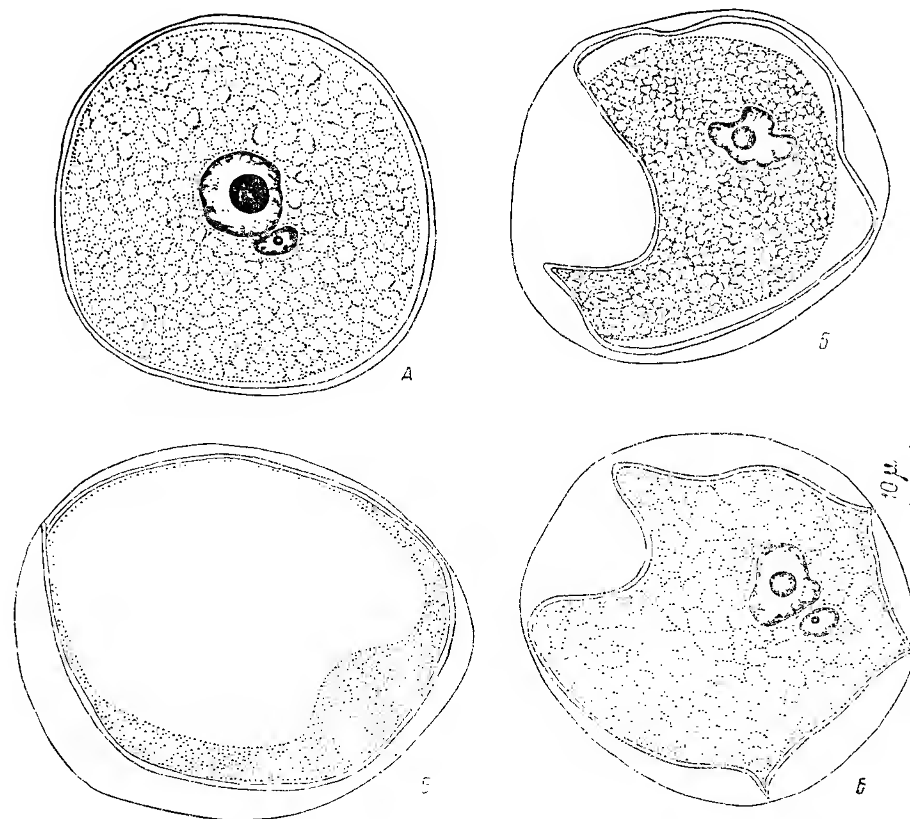


Рис. 3. Пыльцевые зерна контроля (*А*) и растений с молдавским типом стерильности (*Б*). Окраска, по Унна, метиловым зеленым с пиронином.

Селекция и семеноводство, 1. — Хаджинов М. И. (1959). Доклад на совещании по гибридизации растений и животных 17 марта 1959 года при Украинском институте животноводства. — Штих (1956). Строение и функции ядрышка. Сб.: Пробл. цитофизиолог., Изд. ИЛ. — Briggle L. W. (1956). Interactions of cytoplasm and genes in male sterile corn crosses involving two inbred lines. Agron. Journ., 48, 12. — Edwardson W. H. (1956). Cytoplasmic male sterility. Bot. rev., 22, 10. — Rogers J. S. a. J. R. Edwardson. (1952). The Utilization of Cytoplasmic male-sterile inbreds in the corn hybrids. Agron. Journ., 44, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 IV 1962).

А. Джанузаков

О ВИДОВОМ НАЗВАНИИ КОРОНЧАТОЙ РЖАВЧИНЫ ЗЛАКОВ

С 2 рисунками

На протяжении многих десятилетий был неясен вопрос, как более правильно обозначать корончатую ржавчину злаков. Американские микологи и фитопатологи (Carleton, 1899; Fraser a. Ledingham, 1933; Brown, 1938) все формы корончатой ржавчины, образующие свои эцидии на видах *Rhamnus* и *Frangula*, относят к одному виду — *Puccinia coronata* Corda.

Большинство же европейских исследователей (Eriksson, 1897; Ячевский, 1909; Mühlethaler, 1911; Траншель, 1934; Хохряков, 1941, и др.) формы корончатой ржавчины злаков в соответствии с данными Клебана (Klebahn, 1892) разбивают на два биологические вида: *P. coronata* (Corda) Kleb., связанный в эцидиальной стадии с видами *Frangula*, и *P. coronifera* Kleb., связанный в эцидиальной стадии с видами *Rhamnus* (секция *Cervispina*).

М. К. Хохряков (1941) считал, что если морфологически сходные паразитные грибы отличаются друг от друга на протяжении всего цикла своего развития, то в этом случае имеют место два различные вида гриба. Наоборот, если различия у этих грибов отмечаются с какой-либо из фаз (гаплоидной или диплоидной), то в таком случае эти грибы представляют собою лишь формы одного и того же вида гриба.

В данном случае, несмотря на сходную морфологию форм корончатой ржавчины, различия у них наблюдаются по приуроченности к определенным растениям как в гаплоидной, так и в диплоидной фазах. Поэтому Хохряков склонен был считать их самостоятельными видами, однако для окончательного решения вопроса он считал необходимым произвести опыты скрещивания этих форм корончатой ржавчины. При этом он полагал, что в случае положительной гибридизации они представляют собою лишь специализированные формы одного вида, *P. coronata* Corda, и, наоборот, при ограниченных скрещиваниях — самостоятельные виды, в смысле Клебана.

Мы поставили перед собой задачу — выяснить возможность половой гибридизации между *P. coronifera* Kleb. и *P. coronata* (Corda) Kleb.

Саженцы ломкой и слабительной крушины были высажены в цветочные горшки в оранжерее. Исходным материалом для инокуляции крушины слабительной служили перезимовавшие телейтоспоры *P. coronifera* с листьев овса и для ломкой крушины — телейтоспоры *P. coronata* с листьев вейника, собранные на территории Ленинградской области.

При проведении работы мы пользовались методикой, применявшейся И. А. Шифман (1958) в ее работе по гибридизации форм *P. persistens*. С листьев крушины заранее снимался восковой налет, растения опрыскивались из пульверизатора водой и помещались в стеклянный цилиндр, обложенный изнутри влажной фильтровальной бумагой. Крышкой цилиндра служила крышка чашки Петри с прикрепленными к ней кусочками листа, содержащими прорастающие телейтоспоры. В процессе экспозиции инокуляционного материала над растениями чашки периодически, через каждые полчаса, поворачивались на полоборота в течение 14—16 часов. Прорастающий телейтоспоровый материал держали над растением в общей сложности 24 часа. По истечении этого срока крышку снимали, а цилиндр с растением накрывали другой крышкой, обложенной изнутри влажной фильтровальной бумагой, после чего растение оставлялось во влажной камере еще на двое суток. Через 4—5 дней после проявления инфекции в виде желтых пятен мы обводили кружочком туши монобазидиоспоровые пустулы, т. е. те из них, которые содержали лишь один спермогоний (одну каплю нектара). Остальные зараженные листья удалялись, после чего растения содержались в оранжерее в условиях полной изоляции. Для исключения случайного переноса нектара другой формы гриба насекомыми к опытному растению с монобазидиоспоровой пустулой были поставлены внутри изоляционной камеры чашки Петри с 12%-м дустом гексохлорана.

На вторые сутки после выделения монобазидиоспоровых пустул производилось скрещивание форм ржавчины, для чего кончиком тонкого глазного скальпеля мы снимали нектар с нескольких пустул одной формы ржавчины и переносили его на каждую одиночную пустулу другой формы. После каждого перенесения нектара скальпель стерилизовался спиртом и промывался водопроводной водой.

В общей сложности на 31 монобазидиоспоровую пустулу *P. coronata* (Corda) Kleb. был перенесен нектар *P. coronifera* Kleb. и на 19 монобазидиоспоровых пустул *P. coronifera* был нанесен нектар *P. coronata*. Из всех скрещенных пустул только одна пустула *P. coronata* на 5-й день после скрещивания образовала эцидий с эцидиоспорами. Последние мы использовали для инокуляции всходов овса и вейника, но результаты получили отрицательные, очевидно, в связи с тем, что эцидиоспоры не обладали способностью прорастать. Ввиду малого количества инокулюма мы не имели возможности проверить жизнеспособность эцидиоспор. Остальные скрещенные пустулы на 3-й день прекратили выделение нектара и полностью подсохли, в результате чего образовались пятна буровато-красного цвета, так и не развившие эцидиев (рис. 1 и 2).



Рис. 1. Лист слабительной крушины со следами отрицательного скрещивания монобазидиоспоровой пустулы *Puccinia coronifera* спермогониальным нектаром *P. coronata*.



Рис. 2. Лист ломкой крушины со следами отрицательного скрещивания монобазидиоспоровой пустулы *Puccinia coronata* спермогониальным нектаром *P. coronifera*.

Кроме того, было поставлено 2 контрольных опыта, которые сводились к тому, что на 5 монобазидиоспоровых пустул *P. coronata* был перенесен нектар аналогичной формы ржавчины с ломкой крушины, и на 6 монобазидиоспоровых пустул *P. coronifera* — нектар ржавчины со слабительной крушины. Во всех этих случаях пустулы образовали нормальные эцидии с эцидиоспорами.

Одновременно контролем к описанным опытам служили 14 монобазидиоспоровых пустул *P. coronifera* и 16 пустул *P. coronata*, на которые нектар этой же или другой формы ржавчины не переносился и которые также не образовали эцидиев.

Опыты инокуляции набора злаков эцидио- и уредоспорами форм гриба с овса и вейника, проведенные вне связи с опытами по гибридизации, показали, что они узкоспециализированы и приурочены только к своим растениям-хозяевам.

Таким образом, изучение специализации двух форм корончатой ржавчины злаков в эцидио- и уредостадиях показало, что они различаются по приуроченности к определенным растениям в обеих указанных стадиях.

Наконец, нами был проведен опыт инокуляции базидиоспорами *P. coronata* слабительной крушины и, наоборот, ломкой крушины базидиоспорами *P. coronifera*. В обоих случаях заражение проявилось лишь в виде желтых пятен, без образования эцидиев с эцидиоспорами.

На основании проведенных нами опытов гибридизации двух форм корончатой ржавчины и литературных данных по специализации их в эцидио- и уредостадиях мы можем считать *P. coronifera* Kleb. и *P. coronata* Kleb. самостоятельными видами, что вполне согласуется с ранее высказанными предположениями ряда авторов.

Для окончательного решения данного вопроса необходимо провести аналогичные опыты гибридизации с другими формами обоих видов корончатой ржавчины, в частности — с формами ржавчины, паразитирующими на близкородственных злаках.

Работа выполнена в лаборатории микологии имени А. А. Ячевского ВИЗР под руководством заведующего лабораторией, доктора биологических наук, проф. М. К. Хохрякова.

Литература

Траншель В. Г. (1934). Промежуточные хозяева ржавчины хлебов и их распространение в СССР : 15—22. — Хохряков М. К. (1941). Специализация видов ржавчины хлебных злаков в нечерноземной полосе европейской части СССР. Вестник защиты раст., 1 : 116—124. — Хохряков М. К. (1951). Некоторые вопросы систематики грибов. Тр. ВИЗР, 3 : 222—234. — Хохряков М. К. (1955). О виде грибов. Бот. журн., 40, 1 : 33—45. — Шифман И. А. (1958). Методы и результаты гибридизации форм бурой ржавчины злаков. Тр. ВИЗР, 10 : 137—152. — Ячевский А. А. (1909). Ржавчина хлебных злаков в России. Тр. бюро по микolog. и фитопатолог., 2. — Brown. (1938). A study of crown rust *Puccinia coronata* in Great Britan, II. The aecidial hosts of *P. coronata*. Ann. of appl. Biology, XXV, 3 : 506—527. — Carleton M. A. (1899). Cereal rusts of the United states. U. S. Departament of Agriculture, Division of Vegetable physiol. and pathol. Bull. Washington, 16 : 46—47. — Eriksson S. (1897). Der heutige Stand der Getereiderostfrage. Ber. Dtsch. Bot. Gesellsch., (15), 193 (W). — Fraser W. P. a. G. A. Ledingham. (1933). Studies of the crown rust — *Puccinia coronata* Corda. Journ. Scient. Agric., XIII, 5 : 313—323. — Klebahn H. (1892). Kulturversuche mit heterocisthen Uredineen. Zeitschrift f. Pflanzenkrank, 2 : 332—345. — Mühlethaler F. (1911). Infektionsversuche mit *Rhamnus* befallenden Kronenrosten. Centralbl. Bakt., 2 Abt., 30 : 386—419.

Всесоюзный институт защиты растений, Ленинград.

(Получено 5 I 1962).

А. М. Краснитский

«НЕОТЕНИЯ» КЛЕНА ОСТРОЛИСТНОГО

С 2 рисунками

В Жигулях (Куйбышевская область) был обнаружен безлистный сеянец клена в цветущем состоянии,[1] произраставший на лесной прогалине на карбонатно-щебнистой почве (рис. 1).

Стволик растения диаметром 1.5 мм и высотой 13 см от шейки корня (вместе с соцветием) имеет следы семядолей и одной пары листьев (рис. 2). Верхняя граница гипокотиля (6.5 см) хорошо заметна по рубцам от семядолей и двум супротивным яблокоподобным спящим почкам. Первое надсемядольное междоузлие (2.5 см) оканчивается парой листовых рубцов с двумя пазушными почками, по-видимому, вполне здоровыми. Гипокотиль и эпикотиль представляют собой прирост 1958 г. Прирост 1959 г. составляет укороченный побег (1.0 см) с верхушечной и двумя пазушными почечками. Весной 1960 г. из верхушечной почки, оказавшейся генеративной, развилось соцветие.

Под первой парой листовых рубцов на стебле растения хорошо заметны в лупу два вздутия — зарастающие следы механических повреждений, возникновение которых следует отнести к началу периода вегетации 1959 г. При микроскопировании поперечного среза стебля в зоне верхней части гипокотиля ясно различаются два полностью сформированных годичных прироста, разграниченных между собой двумя рядами приплюснутых, как обычно в радиальном направлении, клеток. Обращает на себя внимание, что прирост 1959 г. не образует сплошного кольца и представлен на поперечном срезе двумя примерно равновеликими серповидными полукольцами, в месте схождения вершин которых на диаметрально противоположных концах прирост отсутствовал.

---

[1] Сеянец доставлен Ф. Н. Семеновским 15 мая 1960 г.

Характер междоузлий и микроскопический анализ поперечного среза стебля позволяют точно датировать, что цветение сеянца наступило на 3-м году его жизни.

В соцветии насчитывается шесть ложнообоеполых цветков диаметром от 6 до 8 мм, развитых вполне нормально. По характеру генеративных органов сеянец определен нами как *Acer platanoides* L.

Так как клен остролистный в пору плодоношения вступает обычно в возрасте 25—30 лет (Шиманюк, 1957; Гроздов, 1960), то описываемый нами случай цветения клена представляется необычным и близок к явлениям неотении древесных пород. В семействе кленовых это отмечалось лишь у *A. rubrum* в двухлетнем возрасте (Тахтаджян, 1954), а у *A. platanoides* отмечается нами, по-видимому, впервые.

А. Л. Тахтаджян (1954) придает неотении важную роль в процессах перехода от древесных типов к травянистым, на основании предложенной в 1943 г. гипотезы неотенического происхождения травянистых форм покрытосеменных. Согласно этой теории, древесное растение превращается в травянистое, проходя или минуя при этом стадию кустарника или полукустарника. Поэтому накопление довольно редкого фактического материала по плодоношению инфантильных растений клена представляет большую ценность. И. Т. Васильченко (1948) и А. Л. Тахтаджян (1954) считают явление неотении у растений изученным тем более недостаточно, что оно вызывается весьма разнородными причинами.

Рис. 1. Двухлетний клен остролистный в цветущем состоянии.

Рис. 2. Стволик неотеничного экземпляра клена остролистного.

А — верхняя часть эпикотиля. *лр* и *пп* — листовой рубец и пазушная почка; *нт* — новообразования травматического происхождения; *уп* — укороченный побег. *Б* — участок стебля со следами семядолей; *сс* и *сп* — след семядоли и спящая почка.

К сожалению, мы не смогли проследить жизненный цикл сеянца клена до плодоношения. Однако уже на основании того материала, который имеется, можно достаточно обоснованно заключить, что в данном случае цветение клена стимулировано главным образом патологическими причинами — механическим повреждением нежного стволика растения.

Судя по размерам сеянца, которые превышают определительные нормы (Васильченко, 1960), условия роста (сухость и бедность почвы) не имели в данном случае решающего значения.

Литература

Васильченко И. Т. (1948). Неотения у цветоносных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, Флора и систем. растен., 7. — Васильченко И. Т. (1960). Всходы деревьев и кустарников. Определитель. — Гроздов Б. В. (1960). Дендрология. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Шиманюк А. П. (1957). Биология древесных и кустарниковых пород СССР.

Центрально-черноземный государственный заповедник им. проф. В. В. Алехина.

(Получено 15 I 1962).

М. В. Герасимов

КОРНЕВЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ НА СТВОЛАХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЭВКАЛИПТА

С 2 рисунками

Анатомо-морфологическое определение корня, по В. Ф. Раздорскому (1949), включает 10 признаков, но из них наиболее строго «выдерживается» только безлистность; типичным для корня, в отличие от стебля, является также положительный геотропизм.

Неясность в определении понятия «корень» отмечалась и ранее, что послужило основанием для А. Кернера (1901) написать специальную главу под наименованием «Определение корня», где, в частности, сказано, что корень возникает из другой, ранее существовавшей части растения, обладает неограниченным ростом и никогда не является местом непосредственного прикрепления листьев.

В течение ряда лет (с 1957 г.) мы наблюдаем интересное биологическое явление — образование воздушных корней у оранжерейных растений эвкалипта.

Эвкалипты, как известно, обладают широкой амплитудой приспособительной изменчивости вегетативных органов. Явно приспособительный характер имеет «колеориза» на кончике корешка зародыша (Баранов, Баранова и Полунина, 1955). Она вначале защищает первичный корень, а затем, разрастаясь в диск, способствует его закреплению в почве, а с помощью корневых волосков на диске улучшает водоснабжение всхода. Корневая система эвкалиптов отличается мощным развитием как в поверхностном, так и глубинных слоях почво-грунта.

Корни эвкалипта способны разрастаться горизонтально на расстояние до 36 м от от ствола и проникать в глубину до 40 м. Они обладают исключительной быстротой и силой проникания в нижние горизонты почвы, проходя водоносные слои и даже твердый рудяковый слой. Наряду с хорошо развитым ярусом поверхностных корней наблюдаются ярусы корней и в более глубоких горизонтах, там где имеются грунтовые воды. Это позволяет растению постоянно обеспечивать нужный влагооборот, используя поочередно ту часть корневой системы, которая находится в наилучших условиях сезонного увлажнения. Корни эвкалипта также способны проникать в тончайшие отверстия (до 0.2 мм). Также установлено, что чем хуже условия увлажнения почвы и чем она беднее, тем выше соотношение между длиной корней и длиной побегов.

В наших акклиматизационных опытах с эвкалиптами в крайних условиях существования (Закарпатье) при ежегодной срезке и отрастании поросли выявилась важная биологическая особенность постепенной замены старых корней молодыми (Герасимов, 1956). Эвкалипты способны размножаться вегетативно, путем укоренения отводков и черенков. Все это указывает на высокую корнеобразовательную активность у ряда видов эвкалипта.

В субтропических отделениях фондовой оранжереи Главного ботанического сада пять деревьев эвкалипта образуют на поверхности стволов корни типа воздушных корней. Наиболее крупный эвкалипт относится к *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh., его возраст около 25 лет, высота 8 м и диаметр (на высоте груди) 10 см. Остальные четыре эвкалипта принадлежат к виду *E. robusta* Sm. Возраст наибольшего — около 25 лет, высота — 6.5 м и диаметр — 8 см, а меньшие имеют возраст 9—10 лет, высоту 2.3 м, 3.5 м и 4.5 м при среднем диаметре 3 см.

Вершины крупных экземпляров периодически подрезаются, так как упираются в верхнее остекление оранжереи. Кора их стволов грубоволокнистая с многочисленными продольными трещинами, неопадающая, кирпично-коричневого оттенка. На стволе *E. camaldulensis* (рис. 1 и 2) и на наиболее крупных ветвях кроны, на высоте 2 м от уровня почвы, в кадке и до высоты 4 м образовалось до 30 корней разного размера. На высоте 3.5 м, вблизи первого наиболее крупного разветвления ствола, и выше

на других ветвях, от их нижней поверхности отходят вниз группы более толстых корней, которые ветвятся, образуя корни 2-го и даже 3-го порядка. Имеются также и отдельно разбросанные корни, которые на стволе отходят от него под углом 30—40°.

На деревьях *E. robusta* имеется по 5—7 корней, они меньшего размера, чем у *E. camaldulensis*. Длина корней колеблется от только что появившихся из коры и до 15 см (у *E. camaldulensis*). Толщина молодых корней у выхода из коры 2—3 мм, а длинных и старых разветвленных корней до 8 мм. В базальной части старых корней заметны отстающие усохшие верхние покровы в виде коричневатой пленки, а если пленки нет, то поверхность корней одревесневшая и окрашена в буроватый цвет. Концы корней — беловатые, с хорошим тургором, поверхность их бугорчата, имеет поперечные кольцевые утолщения, заканчиваются корни конусовидно.

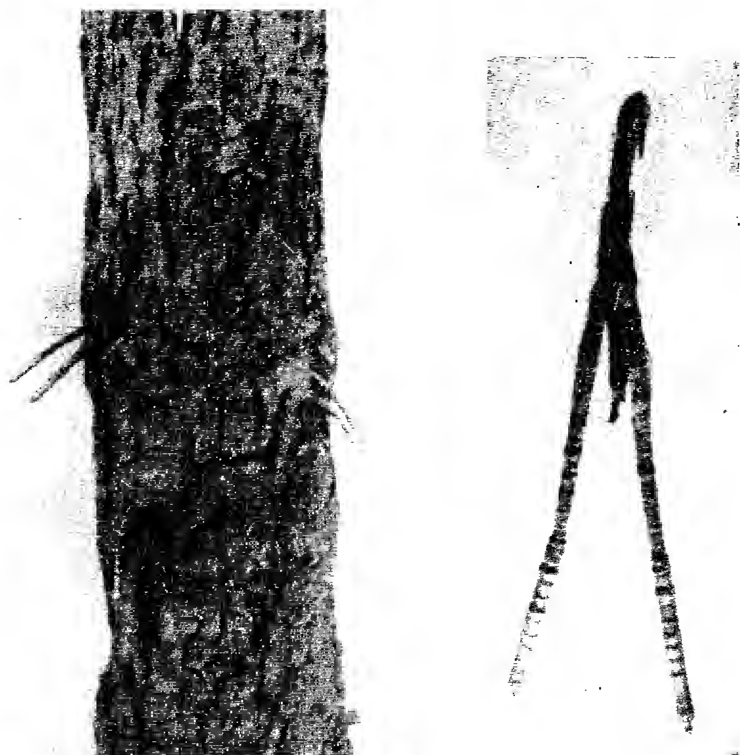


Рис. 1. Придаточные корни на стволе *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. ($^2/_3$ натур. вел.).

Рис. 2. Раздвоенный придаточный корень *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. (Увел. 1.5).

Появление новых корней на поверхности ствола становится более заметным в весенний период года. В декабре 1961 г. корни на 3 экземплярах *E. robusta* были полностью или частично сухие и только на одном экземпляре, у которого нижняя часть стволика была затенена другими рядом стоящими растениями, идет новообразование корней. К марту 1962 г., так же как к этому времени в прошлые годы, заметна ростовая активность этих корней, их верхушки белеют и удлиняются.

Местное австралийское название *E. camaldulensis* Dehnh. — «River Red Gum» означает в переводе «Речное красное камедное дерево», а *E. robusta* Sm. — «Swamp mahogany» или «Swamp messmate» — «Болотный махагони» или «Болотное красное дерево». Эти виды естественно распространены в Австралии в низинах, поймах рек, по берегам водоемов и в других местах, которые периодически затопляются паводковыми водами, что и подтверждается их местным названием.

Кроны крупных эвкалиптов имеют густое облиствление. Листьям эвкалипта, как известно, присуща высокая степень транспирации. Полив небольшого объема почвы в кадках, видимо, не может покрыть потребности растения в воде. Нам представляется, что образование корней на поверхности ствола и особенно сильное их развитие на высоте 3.5 м и выше у *E. camaldulensis*, т. е. вблизи облиствленной кроны, связано именно с удовлетворением этой потребности растения в дополнительном водоснабжении, которое восполняется путем поглощения конденсируемой и парообразной влаги поверхностью этих корней.

В оранжерее ежедневно производятся поливы и опрыскивания растений, и поэтому в воздухе достаточно атмосферной влаги (80—90% относительной влажности). Это обстоятельство, конечно, также имеет существенное значение для их образования. Во всяком случае, это интересное явление имеет несомненно приспособительный характер, корневые образования участвуют в общем обмене веществ.

Н. И. Дубровицкая установила (Дубровицкая и Фурст, 1954), что черенки именно *E. camaldulensis* дали наивысший процент укоренения до 80%, черенки *E. robusta* — до 63%.

Таким образом, наблюдения, как наши, так и других авторов, показывают высокую корнеобразовательную способность этих двух видов и расширяют их биоморфологическую характеристику.

Литература

Баранов П. А., Е. А. Баранова и Н. Н. Полунина. (1955). Интересная особенность эмбриогенеза эвкалипта. Бот. журн., 1.— Герасимов М. В. (1956). Интересные факты по акклиматизации эвкалиптов. Бот. журн., 2. — Дубровицкая Н. И. и Г. Г. Фурст. (1954). Вегетативное размножение эвкалипта черенкованием. Бюлл. Гл. бот. сада, 18. — Кернер А. (1901). Жизнь растений. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Jacobs M. R. (1955). Growth Habits of the Eucalypts.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 2 IV 1962).

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 10

ИСТОРИЯ НАУКИ

Г. Н. Дохман и П. Е. Пороховник

АГРОНОМИЧЕСКИЕ ИСТОКИ ФИТОЦЕНОЛОГИИ. II[1]

> «Природа скрывает многое перед нами, дабы нас заставить отгадывать истину: ибо каждый нами делаемый опыт есть поучительный вопрос. . .».
>
> Г. И. Энгельман (1821 : 111).

Мысль, приведенная в эпиграфе, полностью созвучна рациональной агрономии, провозгласившей опыт важнейшим своим положением. Тэеру (1830 : 7) принадлежит утверждение: «Опыт есть вопрос, предлагаемый природе», — что полностью было воспринято и Г. И. Энгельманом. Дальнейшим шагом его в изучении лугов как сельскохозяйственных угодий с отчетливо выраженными специфическими природными свойствами и качествами была публикация «Краткое руководство к познанию заведения лугов и пастбищ» (Энгельман, 1818—1820).

В этой последней работе Энгельман ставил перед собою задачу прежде всего «объяснения предварительных сведений относительно возделывания и употребления лугов», т. е. раскрытия научных основ, предваряющих практику рационального луговодства. Собственно практическим приемам последнего, или «для показания практического способа», статья предназначена была служить лишь во вторую очередь.

Первоочередность познания научных начал как предваряющих практические мероприятия по луговодству обусловливалась пониманием тесной зависимости последнего от лежащих в его основе факторов природы, к которым и надлежало обращать «поучительный вопрос».

Между тем, как ниже указывает Энгельман, научное луговодство не развивалось, так как «Доселе свойство лугов оставалось без уважения, и вместо того, чтобы пользоваться сначала наставлением о заведении лугов, приступали прямо к практическому возделыванию оных. . . было много достопримечательных опытов, но все они. . . оставались без изъяснения, а об ученых сведениях и не помышляли. . .» (Энгельман, 1818, стр. 72—73).[2]

Господствовавший эмпирический подход в изучении лугов обрекал последние на состояние, при котором «должны были произойти необходимо в новых опытах замешательства и противоречия» (ч. I, стр. 73). А отсюда естественным было возникавшее у Энгельмана понимание насущной необходимости научно осмыслить экологические качества луга. «Познание заводить луга предполагает многие ученые сведения в естественных науках, как-то в Минералогии, чтобы судить о почве по ее составным частям и взаимным действиям на растения; в Ботанике, чтобы рассматривать и судить о растениях, прозябающих на лугах, и определять пользу каждого в рассуждении хозяйственного употребления и во всяком другом отношении, для чего нередко нужно бывает пособие Химии. Луга сами по себе находятся в открытой природе и подвержены вместе с их растениями внешнему ее действию и влиянию всегда, или при некоторых обстоятельствах. Итак для изъяснения сего, для расчисления действий, для обращения их в пользу или для отвращения оных потребно познание в Физике. Потом совокупив во едино все сведения по части Минералогии, Ботаники и Физики, можно уже смело приступить к возделыванию лугов и улучшению их произрастений» (ч. I, стр. 74—75). Следовательно, вполне осознана необходимость: а) широкого привлечения реальных научных знаний, должных составить вводную главу данной отрасли; б) признания множества совместно действующих факторов природы, определяющих качества луга как сельскохозяйственного угодья; в) совокупного использования различных отраслей науки, могущих комплексно раскрыть сущность луга как естественноисторического явления. Приведенные взгляды Энгельмана со-

---

[1] Часть I опубликована в вып. 4, стр. 583—591 данного тома «Ботанического журнала».

[2] Далее в тексте при цитатах указывается только часть и страница труда Энгельмана (см. «Литература»). *Редакция.*

ставляли вместе с тем отличительную черту рациональной агрономии его времени, подчеркивавшей значимость экологического фактора, именуемого выше открытой природой, решающее влияние которой на угодья (луга) состоит в том, что последние «подвержены вместе с их растениями внешнему ее действию и влиянию».

Касаясь научных источников питающих учение о лугах, автор говорит: «Первоначальные основания к оному надлежит взять из многих ботанических сочинений, которые при подробнейшем исследовании дадут некоторые важные и главнейшие последствия для науки заводить луга. Если мы рассудим, что возделывание земли надлежит соображать с физикою, без которой оно не может иметь надежного существования; что ему учиться заставляет сама природа; что оно само по себе есть природа, имеющая свои собственные законы, то ни мало не будем сомневаться, что исследование онаго принесет великую пользу» (ч. I, стр. 160—161; разрядка наша, — *Г. Д.* и *П. П.*).

Другим, дополняющим источником учения о лугах должно быть изучение самих реальных лугов: «. . . возьмем для исследования обыкновенный луг и находящиеся на нем растения. . . я часто делал сие на особенных лугах, рассматривая тщательно всякое растение в разных случаях и отношениях. Здесь я гораздо более заметил, нежели сколько бы узнал по феории. . . сей способ. . . для сельского хозяина, и для усовершенствования нашей науки весьма полезен. Не исследовав природы, не можем мы постановить правил сообразных с оною» (ч. II, стр. 6). Как ботанические сочинения, так и изучение натуральных лугов приводят Энгельмана лишь к тому заключению, что «Изыскивание. . . можно делать только посредством обширных и глубоких познаний природы», и что «Слепо предпринятый опыт . . . самое последнее дело» (ч. II, стр. 50—51). Между тем до настоящего времени, как выше уже отмечено, научная трактовка лугов и их растительности отсутствовала.

«Сколько ни делали . . . открытий в рассуждении свойств растений, но на луговые растения еще надлежащего внимания не обращали, и потому . . . недостает еще одной весьма важной статьи. Что учинено было историею растений, а особливо физиологиею, то оставалось только в кругу испытателей природы и только некоторые сведения дошли до сельского хозяйства. . .» (ч. I, стр. 160).

Каким же мыслился прием, который содействовал бы правильному подходу в изучении свойств луговых растений?

«При рассматривании всех . . . растений, — говорит Энгельман, — будем мы всегда находить, что некоторые из них имеют между собою великое сходство в наружном виде. Ботаники действительно употребили оное обстоятельство для распределения их по классам. . . Сей пример по причине его пользы возбуждает нас к подражанию, чтобы сии классы в отношении к сельскому хозяйству распространить еще более, сообразно нашей цели и понятиям» (ч. II, стр. 16). Но «Кроме наружного вида растений есть еще такие случаи, в которых должно их разделять, а особливо при рассматривании их свойств» (ч. II, стр. 19—20).

Классификация растений соответственно биологическим качествам, объемлющим их жизненный цикл, имеет первостепенное значение для агрономии, получающей таким образом достоверное описание объекта, подлежащего производительному использованию: поэтому Энгельман говорит: «Конечно для сельского хозяйства было бы весьма полезно, если бы растения по сходству разделили на классы; далее нужно бы было показать, какие растения весною выходят рано и рано пропадают, какие выходят поздно и растут долго, какие после сенокоса скоро опять поднимаются, или пропадают, какие сушатся легко или трудно, какие, наконец, будучи высушены, сохраняют свое свойство, или теряют оное» (ч. II, стр. 20).

«Итак, утверждает Энгельман, познание растений есть первая необходимость в науке заводить луга» (ч. I, стр. 79).

Но в чем сущность подлинного познания растений для целей луговодства? «Весьма нужно, — отвечает автор — выявить разнородные качества луговых растений». Об этом он снова говорит, имея в виду, разумеется, качества биологического порядка. «. . . Известно, что каждое растение при своей породе имеет также и другое свойство; . . . для учения заводить луга весьма нужно знать при каждой породе растения собственное ее свойство» (ч. I, стр. 81).

Из дальнейших рассуждений автора мы можем заключить, что различные свойства луговых растений существуют и проявляются не изолированно, а в какой-то закономерной связи и взаимовлиянии. Он пишет: «А как растения, имеющие в наружном виде сходство, сохраняют оное и во внутренних свойствах, то весьма было бы полезно сделать сличения, дабы иметь после вернейшие наблюдения. Я думаю, что таким образом можно было бы учинить для сельского хозяйства важные открытия» (ч. II, стр. 20). Практическое значение подобных наблюдений тем более важно и тем оно шире, что, не ограничиваясь лишь в общей форме установленной связью между внешним сходством растений и их внутренними свойствами, оно ведет нас далее к пониманию всеобщности фактора сообитания растений как важнейшей биологической закономерности.

Таким образом, вслед за констатацией наличия главнейшего лугообразующего фактора «открытой природы», т. е. экологического фактора, Энгельман утверждает необходимость выявления собственно биологических

свойств, составляющих отличительную, качественную особенность самих луговых растений.

Свойство к совместному произрастанию образующих луг растений, как многократно подчеркивает Энгельман, отнюдь не случайно, но строго закономерно. Оно полезно для луга в целом, что явствует из того, что растения «*растут между собою и другими прозябениями дружно и тесно, не вытесняя друг друга*. . .» (разрядка наша, — *Г. Д.* и *П. П.*) (ч. I, стр. 124). Распространенность указанного закономерного явления — совместного произрастания луговых растений, а отсюда и наличия отношений между ними, вновь и вновь подчеркивает автор. Так, он говорит: «При . . . исследованиях открыл я, что дерновые растения действительно растут в одно время и терпят друг друга. . .» (ч. I, стр. 88), а также «. . . на лугу растут многие растения очень тесно. . .» (ч. I, стр. 140). Обращает внимание и то, как дифференцированно оценивал автор то или иное сообитание растений, и этим путем правильно выявлял его фитоценотические особенности.

Совместно произрастающие растения Энгельман называет колониями, обозначая этим некоторую структурную оформленность сообитаний: «. . . прозябения занявши пустое пространство составляют новую сильную колонию» (ч. I, стр. 105).

Касаясь пестрого, но закономерного сочетания видового состава луга, Энгельман именует такое сочетание «смесью»: «Весьма достопримечательна смесь луговых растений, которую природа расположила премудро» (ч. I, стр. 164). Повсеместное расположение луговых растений в смеси подчеркивается и в других его высказываниях: «Природа рассевает по лугам растения в неизчетной смеси. . .» (ч. I, стр. 172), а также: «Природа рассеяла травы и смешала их с другими произрастениями. Мы не знаем ни одного луга, на котором бы росли прозябения одного семейства. Под сей смесью разумеем мы даже самый луг. Итак, должны мы сию смесь столь различных свойств принять как предмет, заслуживающий дальнейшего исследования» (ч. I, стр. 166).

Следовательно, мы можем утверждать, что, согласно Энгельману, совместное произрастание луговых растений создает сложные, биологического свойства, отношения между ними. «Смесь», «колония» — являют собой форму совместного существования растений. Как биологический фактор совместное произрастание луговых растений настолько характерно для данного типа угодий, что через посредство этого признака, как указывал Энгельман, может быть отчетливо опознан «даже самый луг». Большая важность этого характерного признака для луга очевидна.

Внутреннюю сущность «смеси», составляющей объединение разнокачественных в своих свойствах луговых растений, Энгельман раскрывает следующим образом: «. . . должно быть весьма достопримечательно, что на лугах посеяны природою тучные растения вместе с нежными . . . везде видим мы оную смесь растений» (ч. I, стр. 165). И далее — «Растения по естественному их продолжению бывают или однолетние, или двулетние или многолетние. Они различны. . . к почве и местоположению. Они растут то в болотах, то на сухих высоких местах. . . Они различны по времени их роста; ибо то растут они рано весною и летом пропадают, то выходят поздно и продолжаются до осени, или от начала теплой погоды до ее окончания, или растут скоро, цветут рано, или прозябают. . . медлительно. . .

«Также различны они по своему сложению; то бывают они жирны, то тощи, то мягки, то тверды, то деревянисты, то мозговаты, то сочны, то сухи. . .

«Они различны по их величине. . . Они различны по их внутреннему свойству и потому для одних животных приятны, а для других противны; полезны или вредны» (ч. I, стр. 172—173).

Приведенная биологическая характеристика компонентов луга приводит Энгельмана к заключению о том, что «. . . природа таковым разнообразием достигает до своей цели. . .» (ч. I, стр. 172), т. е. образует сложные сочетания растений, каковы «смесь», «колония».

Теперь мы можем отмечаемую Энгельманом повсеместно на лугах сложную смесь разнокачественных или биологически неравноценных растений и их соответственно сложные отношения понять в их причинной зависимости. Именно сложные отношения есть результат разных биологических свойств растений, каждый вид которых в силу присущих ему качеств является существенно дополняющим компонентом лугового ценоза.

Затем, из общих утверждений относительно совместного произрастания растений на лугу, — лугового ценоза, все более вырисовываются конкретные черты его как целого. Одной из таких черт, к тому же важнейшей для луга, является его дерновость. «Если мы рассмотрим какое-нибудь место, покрытое дерном, то найдем, что травы растут тесно между собою и с другими прозябениями и наполняют все промежутки; . . .» (ч. II, стр. 11). Далее, «При естественном обстоятельстве, что дерн исполнен растениями, оказываются еще новые влияния, сильно действующие на рост полевых прозябений» (ч. I, стр. 88). Поэтому, утверждает он, «Наши луговые прозябения растут *сами собою на дерновых* местах» (ч. I, стр. 83), т. е. иначе говоря, дерн является естественным благоприятствующим росту луговых растений фактором, а потому «Дерн имеет собственные растения, которые только на нем прозябают хорошо; они, будучи посеяны на нивах, почти всегда пропадают или растут очень худо до тех пор, пока земля не покроется твердым дерном» (ч. I, стр. 85). «Напротив того видим мы, как хорошо те же травы растут на старых лугах и как они сильно размножаются, если при том нет внешнего и насильственного для продолжения их препятствия и губительного средства» (ч. I, стр. 85). И в дальнейшем, в ряде замечаний подчеркивается, что дерн есть благоприятствующая росту луговых растений среда.

Что касается самовозобновления и стойкости дерна, то Энгельман указывает в связи с этим обстоятельством «. . . *дерн должен сам себе помогать*, и может только при благоприятных обстоятельствах сохранять свою силу» (ч. I, стр. 110; разрядка наша, — *Г. Д.* и *П. П.*).

Роль плотности дернового покрова автор характеризует следующим образом: «Дерн столько наполнен разными растениями, что мы в природе не имеем никаких других примеров, кроме мхом и лишаем поросших мест. И действительно, *где дерн очень плотен, там более есть растений*. Посмотрим на засеваемые растения, и мы увидим, что они в тесноте прозябают очень худо и даже при благоприятной погоде пропадают. Где же мы заметим сие на дернистых местах? Посему мы должны принять оное обстоятельство как существенное и с природою сообразное» (ч. I, стр. 86—87; разрядка наша, — *Г. Д.* и *П. П.*). Об этом же он снова говорит: «. . . когда мы видели, чтоб посеянные в такой тесноте растения как на дерновых местах, или сами по случаю выросшие не препятствовали друг другу и как часто случается друг друга не истребляли?» (ч. I, стр. 87). Автор как бы резюмирует свое понимание дерновости луга как его постоянного коренного фактора следующими словами: «Понятие о луговых и дерновых растениях должны мы принимать всегда единознаменательным: ибо не в природе, но только в употреблении отличается луг от дерна, и потому первый надлежит почитать видом последнего» (ч. I, стр. 123—124). Луг как ценоз является, таким образом, производным дерновости.

Автор отчетливо говорит о влиянии дерновинных злаков на экологическую среду: «При естественном обстоятельстве, что дерн исполнен растениями, оказываются еще новые влияния, сильно действующие на рост полевых прозябений» (ч. I, стр. 88), а именно «. . . место, покрытое дерном, всегда прохладнее, нежели голая земля или нива. . . Земля, будучи с одной стороны покрыта растениями, получает тень, которая производит прохладу, . . . с другой стороны наружная кора земли наполняется кореньями частью уже иссохших растений. На них действует высокая температура воздуха» (ч. I, стр. 89). «При сем освобождается гас, совершенно отличный от гаса растений. . . Также и от особенного растительного брожения происходит некоторая степень плотности или рыхлости дерна» (ч. I, стр. 90).

И как бы заключая рассмотрение явления дерновости, Энгельман пишет: «Дерн имеет сам по себе питательную силу, и о сем можем мы рассуждать как о некоторой существенности» (ч. I, стр. 91—92), т. е. дерн расценивается им в качестве важного экологического фактора.

Рассматривая далее складывающиеся между растениями внутри ценоза отношения как особую категорию — «отношение взаимное», Энгельман отмечает: «Еще утверждают, что якобы одно растение не терпит другого. . . Конечно, сей предмет для практического сельского хозяйства весьма важен, но . . . остается он и по сие время нерешенным» (ч. I, стр. 166—167).

Указанные отношения Энгельман трактует в их биологической обусловленности. Взаимные отношения проявляются как взаимное угнетение, будучи явлениями конкурентного порядка: «. . . луга приходят так поздно в полную их силу, или . . . получают не прежде совершенный дерн, как уже тогда, когда *молодые* растения *после борьбы с плевелами* сами по себе усилятся и остеблятся» (ч. II, стр. 83—84; разрядка наша, — *Г. Д.* и *П. П.*). Здесь конкурентные отношения в растительном ценозе ясно выражены по форме борьбы (в метафорическом значении). «С одной стороны, видим мы, многие прозябения, растущие друг подле друга, с другой стороны, видим мы опять как *одно растение другое угнетает и жирным травянистым своим стволом, жесткими ветвями и широкими листьями выживает нежного своего соседа*» (ч. I, стр. 164) и далее «. . . можно сказать вообще, что травы в сравнении с пивяными растениями на лугах в продолжении своем подвержены опасности. . . они пускают вокруг длинные свои корни и, сплетшись ими с другими растениями, отнимают у них пищу; . . . они заглушают многие пивяные растения и даже сами себя. . .» (ч. II, стр. 25—26).

Квалифицируя луговую растительность как тип растительности с ему присущими специфическими биологическими и экологическими качествами, автор обращает особое внимание на явления угнетения луга или благоприятствования ему со стороны лесного типа растительности: «. . . окружающие леса заграждают луга, что и действительно бывает, когда они между сими последними извиваются в виде узких полос. . . На сих лугах трава бывает всегда тощая и другие, вышедшие довольно высоко растения не заменяют ни доброты, ни количества травы. К сему еще присовокупить надлежит и то обстоятельство, что где дерн не плотно усажен растениями, там родится много мху и лишаев, которые, образуя войлоку подобный покров, много препятствуют прозябению луговых растений» (ч. I, стр. 114).

Стремясь разъяснить вопрос «не могут ли деревья, яко растения, быть вредны для низких прозябений. . .», Энгельман ставит его также в плоскость конкурентных отношений и определяет: «Мы должны прежде отвечать на . . . вопрос: деревья яко расте-

ния, требующие для своего роста и продолжения пищи, не отнимают ли у луговых растений питательные вещества?» (ч. I, стр. 119—120).

Далее Энгельман, анализируя разнообразные условия, определяющие различную степень угнетения древостоем травянистых растений, говорит: «. . . древа сами по себе, рассматриваемые как растения, получающие свою пищу от земли и воздуха, на том месте, где они стоят, производят влияние большее или меньшее, смотря по мере действительных отношений. . .

«Если деревья стоят часто, то под их густыми ветвями на тощей земле не находим мы таких низких растений, как на лугах, а особливо под всеми известными мне хвойными деревьями. Если, напротив того, земля изобилует плодотворными, или удобрительными частями, то примечаем мы нередко много низких растений, даже и траву. Если же деревья стоят не так часто, то под ними на сухой земле растут особенные низкие прозябения и при оном расстоянии образуется на хорошей земле рыхлый дерн, довольно похожий на дерн лесных лугов. . .

«Между деревьями, растущими отдельно вокруг луга, оказываются и наблюдения различные в отношении к доброте земли, местоположению и родам дерев» (ч. I, стр. 116—117). Однако разбросанно стоящие деревья «. . . где свет, теплота и беспрепятственное соприкосновение воздуха, толико полезное для роста прозябений не ограничиваются, там деревья не могут быть вредны для лугов» (ч. I, стр. 119).

Причины угнетения лесом травянистых, лугового типа, растений, выражены следующим образом: «. . . деревья частию, как тела, производят механическое, а как растения в особенности, вредное влияние на возрастание находящихся под ними низких прозябений, если они препятствуют вольному воздуху доходить до них, как то случается в дремучих лесах» (ч. I, стр. 118).

Затем, в качестве одной из существенных причин упомянутого угнетения, указывается корневая конкуренция за минеральное питание между травянистой и древесной растительностью. «Деревья пускают вокруг себя коренья очень далеко, а потому и вероятно, что они вбирают в себя образовавшееся вытяжное вещество. . . Если те и другие равномерно вбирают в себя вытяжное вещество, то естественно одни должны питаться за счет других; следовательно, луговые растения, находящиеся около дерев, много теряют. . .» (ч. I, стр. 120).

В последующих рассуждениях о конкурентных отношениях лесной и луговой растительности Энгельман вновь дифференцирует условия, меняющие эти отношения. Он говорит: «Если мы спрашиваем: полезны ли в вешнее сухое время траве растущие около луга березы? То я могу на сие удостоверительно сказать: особо стоящие березы конечно полезны, если только они не отнимают у луга света, не препятствуют вольному прохождению воздуха и при том уменьшают высокую степень теплоты. Но при далеком расстоянии [1] берез сказываются от них следующие для луга вредные следствия: они спускают свои нитеобразные ветви очень низко и таким образом затеняют свет и препятствуют воздуху проходить свободно, почему под такими деревьями редко растет хорошая трава. К сему еще. . . береза пускает коренья горизонтально и таким образом полагает механическое препятствие образованию хорошего дерна. Но береза тем полезна, что дает легкую тень и не приманывает вредных для травы насекомых» (ч. I, стр. 121).

Дифференцируя экологические условия, на которых построены многие отношения между разными типами растений, а в данном случае луговым и лесным, автор отмечает переменный характер этих отношений: «. . . *явление оказывается совсем иначе при переменных обстоятельствах, в переменном положении, на другой почве, при других силах*. Здесь видим мы на малом пространстве возвышающийся над другими травами луговой колосник и так плотно перепутанный, что около его мало растет других прозябений; по его образованию должно бы было заключить, что только посредством его могут существовать хорошие луга. Но там стоит он особо и еще тучнее между другими растениями, а на другом лугу смешанный с худыми луговыми травами» (ч. I, стр. 164—165; разрядка наша, — *Г. Д.* и *П. П.*).

В работе Энгельмана освещаются и явления смен растительности во времени. Идея динамики растительности может быть прослежена в следующих его высказываниях: «Мы везде видим, что природа находится в беспрерывном действии; здесь образует она дерн, а там поврежденный исправляет. Где была за два года назад голая и проезжая дорога, там ныне она покрыта густым дерном. . .» (ч. I, стр. 84). Затем он отмечает: «При некотором исследовании нижнего слоя земли видим ясные следы, что где ныне зеленеют тучные пажити с прикосновенными им полями. . . там была прежде трясина. *Сей переход есть самый естественный*, если стоячая вода образует болота и трясины и потом действительно (как мы то можем видеть из многих примеров) переходит в помянутое состояние в короткое время. На оной трясине образуется злачный покров из растений, которые корнями своими вбирают в себя воду из рыхлой земли и таким образом составляют трясины. Сии *растения по недостатку в пище пропадают и другие прозябения, занявши пустое пространство, составляют новую сильнейшую колонию. Сии суть дерновые растения, образующие в последствии времени собственное достояние лугов, плотный дерн*». И в итоге: «. . . сельский хозяин, . . . занимает оное пространство под кормовые травы; делает из него луг» (ч. I, стр. 104—105; разрядка наша, — *Г. Д.* и *П. П.*).

[1] Автор, по-видимому, имеет в виду разрастание кроны при редком расположении деревьев.

Мы видим, что здесь описывается, хотя и схематично, эндоэкогенетический процесс смен растительности, отмечается также сезонная динамика луговой растительности, ее «многоразличие». Последнее «доказывает сельскому хозяину, что на лугах. . . имеется периодическое и постепенное течение в возрастании прозябений . . . поспешность или медлительность произрастания наилучших трав, соделывающих луга драгоценными, должны особенно управлять его трудами во благовремени» (ч. I, стр. 144—145).

Следовательно, через явление сезонной динамики растительности выявляется типологический признак луга. Луговой травостой состоит из растений, которые «различны по времени их роста; ибо то растут они рано весною и летом пропадают, то выходят поздно и продолжаются до осени, или от начала теплой погоды до ее окончания, или растут скоро, цветут рано, или прозябают в сравнении с другими медлительно» (ч. I, стр. 173).

Подробно рассматривая способность растений к обильному вегетативному размножению, отмечая его «удивительное плодородие» (ч. I, стр. 140), «удивительное размножение» (ч. I, стр. 139), автор показывает численное обилие его. «В одну весну из образующегося таким образом стебля могут выйти 50, 100 и более стеблей» (ч. I, стр. 139). В тесной связи с этим видом размножения, заставляющим «удивляться силе оного образования» (ч. I, стр. 140), он указывает на явление, происходящее в луговых травянистых ценозах, аналогичное самоизреживанию: «. . . природа всегда имеет средство к ослаблению размножения. Когда, например, на лугу растут многие растения очень тесно, тогда сие самое стеснение ограничивает механическим образом оное чрезвычайное размножение, которое бывает для пользы нашей только тогда, когда случается на каком-нибудь лугу недостаток в оных растениях» (ч. I, стр. 140).

Глава, именуемая «Вредные обстоятельства для луговых растений», рассматривает влияние фауны, преимущественно отрицательное, на луговой травостой. Влияние это может проявляться «посредственно или непосредственно». Здесь Энгельман говорит: «Не мало вреда наносят. . . возрастанию прозябений большие и малые животные или одним своим присутствием или естественною деятельностью, как муравьи и мыши, или подгрызыванием самых растений. . . В обоих случаях хороший рост травы ограничивается» (ч. II, стр. 60). Об этом же: «Есть еще много других насекомых, которые также причиняют не малый вред, например гусеницы, бабочки, . . . кои водятся на всех травах и их поедают» (ч. I, стр. 171). И снова: «Есть также и животные, которые перерывают землю, а особливо кроты, полевые мыши, муравьи и черви. Они много препятствуют образованию твердого дерна» (ч. II, стр. 58—59).

В связи с вышеприведенными наблюдениями Энгельман заключает: «Желательно бы было, чтоб зоолог сделал описание, которые из насекомых для сельского хозяйства вредны, и которые полезны» (ч. I, стр. 171).

Автор касается и вопроса о роли сенокоса в изменении видового состава луга. Так, говоря о видовой пестроте луга, он замечает: «Одни из них цветут и приносят зрелые семена очень рано, другие же гораздо позже. Положим, что луг скошен. . . в начале июля месяца; то выпавшие семена оных ранних растений опять усилятся на сем лугу ко вреду поздних прозябений. От сего происходит, что некоторые луга год от году становятся хуже, . . . поелику сии ранние растения, в обыкновенное сенокосное время разбросавши свои семена, засыхают. . . оные ранние растения не суть лучшие, например: купальницы. . .» (ч. I, стр. 127—128). Подобные описания влияния сенокошения на видовой состав лугов встречаем в работе Энгельмана неоднократно.

С большим интересом воспринимается нижеследующее замечание автора как свидетельство его представления о наличии смены во времени экологически различных групп растений. Говоря о потребности мхов в прохладной и влажной среде, автор подчеркивает: «Если их (мхи, — *Г. Д.* и *П. П.*) находишь на сухих лугах, то кажется, что будто они любят также и сухие места. Они растут не тогда, когда луг сух, но более осенью, зимою и весною, когда он влажен» (ч. II, стр. 36). И далее: «Есть ли некоторые растения очень кратковременны и скоро достигают до своего совершенства; то есть, напротив того другие, которые растут гораздо более. Мы находим на одном лугу растения, которые при первых теплых солнечных лугах выходят густо, а в следующую весну не увидишь ни зеленых их листьев, ниже засохших остатков. Они исчезают еще до кошения луга; однако же занимают место, требуют пищи из того магазина, из которого питаются лучшие растения. Они заглушают другие прозябения, отъемля у них питательные соки» (ч. I, стр. 147).

«Другие начинают расти позже, в самые жаркие дни и продолжаются до поздней осени, как-то травы 19 класса по Линнею. Также и сии не скашиваются, но когда дерн очистится, тогда оне возрастают, пускают вокруг широкие листья и заглушают другие вновь вышедшие растения» [1] (ч. I, стр. 148). Здесь подмечены явления, по существу весьма близкие к тем, которые отражены в современном понятии синузии.

[1] Здесь также представлены наблюдения погодной динамики растительности.

В рассматриваемых работах Энгельмана представлена характеристика антропогенного фактора и условий его активной преобразующей роли в природе и хозяйстве. Он говорит: «. . .мы должны направлять силы природы к содействованию нашей цели» (ч. II, стр. 7). Однако возможность такой направляющей деятельности обусловлена знанием природы и путей ее развития. «Но владычество человека над природою простирается потолику, поколику он ее постигает. Но никогда не смеет он без наказания дать ей другое направление, не употребивши равномерных сил, могущих дать другой оборот. Итак, он должен всегда изыскивать силы природы и учиться управлять ими» (ч. I, стр. 167—168). Ввиду этого «сельский хозяин еще не может быть совершенным их повелителем» впредь до того, «когда получит он о природе превосходнейшие сведения» (ч. I, стр. 168—169). Лишь в меру обладания последними он выступал всегда как «. . . повелитель природы. Он истреблял кустарники, угрожавшие превратить поле в рощу, высушивал низкие и топкие места, . . . отводил источники и приступал к своей цели» (ч. I, стр. 167).

Мелиоративное руководство Энгельмана, а вслед за ним руководство к познанию лугов, всем своим содержанием предваряло идею теснейшей связи познаваемой природы с мероприятиями действенного преобразования ее.

Обе работы в этом смысле могут представлять образцы наиболее ранних литературных свидетельств фитоценологической трактовки природы, сочетающей процесс ее познания с активным, действенным использованием ее производительных сил. Это в первую очередь требует уяснения производительной сущности лугов, их типологии, а затем, как и делает Энгельман, классификации лугов по доминирующим растениям, «. . . нередко одно растение так сильно размножается, что луг может получить от него свое название, например: есть луга дикие пастернаковые, дикие осетные,[1] дикие морковные и проч.» (ч. I, стр. 147).

Типологический подход к лугам в работе Энгельмана нашел свое выражение также в том, что он ясно видит свойственный лугам общий отличительный признак. Энгельман дает далее конкретный и последовательный перечень признаков луга. «Если мы подводим дерновые растения под общее понятие, то разумеем мы под ними те прозябения, которые, как травы, находятся на дерновых местах, на них расположаются, содержатся, или могут содержаться. Существенные их свойства суть: что они пускают из корня стебель, который, постояв лето, высыхает наконец до корня; что они корнями своими образуют обыкновенно ткань, называемую дерном; что они наконец растут между собою и другими прозябениями дружно и тесно, не вытесняя друг друга, и не имеют высокого роста» (ч. I, стр. 124—125).

Перечисленную типологическую характеристику луговой растительности надлежит еще дополнить указанием Энгельмана на особенность лугов как многолетних ценозов, он говорит: «*Многолетние* и наилучшие наши луговые, любящие дерн растения составляют . . . класс прозябений. . .» (ч. I, стр. 142). (Курсив Энгельмана).

Особо заслуживает быть отмеченной предложенная им последовательность изучения луга, основанная на расчленении его жизненных циклов и процессов. Полагая, что луга имеют общий отличительный признак, они «в некоторых отношениях могут быть рассматриваемы вообще под нижеописанными точками зрения». Ввиду этого «. . . основательное познание заводить луга требует, чтобы мы между прочими возможными видами обратили точнейшее внимание на нижеследующие:

Размножение или разведение.

Продолжение и сохранение.

Отношение к росту.

Отношение взаимное» (ч. I, стр. 125).

В первом разделе Энгельман рассматривает способы размножения луговых растений — семенное и вегетативное. Здесь он касается некоторых морфологических особенностей растений и особо детально описывает морфологию некоторых злаков.

Во втором разделе говорит о продолжительности жизни растений — «Растения. . . по их продолжению разделены на *однолетние*, *двулетние* и *многолетние*» (ч. I, стр. 141). (Курсив Энгельмана).

Далее приводится определение данных групп с дополнительными разъяснениями, характеризующими их особенности.

В третьем разделе говорится о «многоразличии» сообитателей луга, о периодичности их развития, составляющих сущность луга и определяющих как положительные, так и отрицательные его свойства. Автор также касается влияния внешних обстоятельств,[2] под которыми он не рекомендует «разуметь только одну погоду» (ч. I, стр. 149), а учитывать количество почвы — «механические препятствия в росте прозябений» — надрез косою и поедание животными и проч. При этом выявляется сущность воздействия указанных факторов.

---

[1] Осет, по ботаническому словарю Н. Анненкова — осот.

[2] «. . . многоразличие доказывает сельскому хозяину, что на лугах, в садах, на нивах имеется периодическое и постепенное течение в возрастании прозябений» (ч. I, стр. 144—145).

В четвертом разделе автор касается экологической разнокачественности растений луга и их взаимоотношений как сообитателей (преимущественно конкурентных).

Вышеприведенный порядок познания луга представляет собой продуманную и систематически изложенную программу эколого-фитоценотического (говоря языком современной фитоценологии) изучения луга, как определенного типа растительности.

Анализ работы Энгельмана позволяет ясно обнаружить в ней освещение и систематическую разработку ряда основных вопросов фитоценологической трактовки растительности, а именно:

1. Обоснована необходимость при заведении лугов предварительного изучения биологических свойств растений и экологической среды.
2. Подчеркнуты взаимоотношения растений луга (угнетение) как явление фитоценотического порядка.
3. Рассмотрены совместно произрастающие растения как определенная форма их сосуществования («смесь», «колония»), и как таковая приобретающая новые качества.
4. Намечены черты взаимоотношения леса и луга, угнетение или благоприятствование.
5. Освещены смены растительности во времени; схематизированно описан эндоэкогенетический процесс смен.
6. Выявлен процесс, аналогичный самоизреживанию.
7. Подчеркнута роль биотического фактора в жизни луговых растений и луга в целом, животных и сенокошения.
8. Определена роль человека в преобразовании естественной растительности.
9. Намечено первичное понятие синузии.
10. Обозначен типологический подход в характеристике луга.

Резюмирующий перечень вопросов и понятий, выявленных в данной публикации Энгельмана, вслед за выводами из ранее рассмотренной его работы дает нам твердое основание видеть в его взглядах фитоценологическое содержание. Прослеженная в его работах тесная и разносторонняя связь фитоценологии с агрономической «гущей жизни» предопределила и круг этих вопросов и направленность методов, содействовавших формированию фитоценологии. Из недр сельскохозяйственной практики звучало: «опыт есть вопрос, предлагаемый природе» (А. Тэер), «учиться у открытой природы» (Энгельман), «прислушиваться к голосу природы» (А. Бажанов). Назначение научных знаний состояло в отклике на требования практиков, в формулировании закономерностей природы.

В публикациях Энгельмана ранняя фитоценология впервые широко систематизировала в указанном смысле свои представления о части «открытой природы» — естественной растительности, о рациональных путях ее производительного использования. Это обязывает признать неоспоримым и значительным вклад Энгельмана в ранние главы истории фитоценологии в России.

Литература

Тэер А. (1830). Основы рационального сельского хозяйства. 1. — Энгельман Г. И. (1818, 1819, 1820). Краткое руководство к познанию заведения лугов и пастьбищ, ч. I—III. Тр. Вольного экономич. общ., LXX (1818), LXXI (1819), LXXII (1820). — Энгельман Г. И. (1821). Новый способ устроения оранжерей и теплиц.

(Получено 20 X 1961).

Москва.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ПАМЯТИ ФЕОДОСИЯ ВИКТОРОВИЧА САМБУКА

(К 20-летию со дня смерти)

Особенно горько бывает на душе, когда человек безвременно погибает в расцвете сил, не завершив того, что намечалось в его творческих планах. Именно такой трагической оказалась судьба известного советского тундроведа-геоботаника Феодосия Викторовича Самбука, репрессированного в период культа личности и больше не вернувшегося в семью советских ботаников.

Каждый, кто близко знал Ф. В., ни на минуту не сомневался, что в его тяжелой судьбе сыграла роковую роль какая-то нелепая ошибка. Это полностью подтвердилось посмертной реабилитацией Ф. В. Самбука.

Ф. В. Самбук родился в местечке Копаткевичи Минской губ. 1 февраля 1900 г. в крестьянской семье. Отец его в то время служил волостным писарем.

В 1910 г. Ф. В. поступил в Мозырскую гимназию, которую окончил в 1918 г. Завершив среднее образование, Ф. В. поступил по конкурсу в Екатеринославский горный институт. Учиться здесь пришлось только 2 месяца, так как институт был временно закрыт в связи с обстоятельствами военного времени. В. Ф. вернулся в местечко Копаткевичи, где до 1922 г. преподавал математику и естествознание во вновь организованной школе семилетке и занимался общественной работой.

В 1922 г. Ф. В. поступил на физико-математический факультет Петербургского (ныне Ленинградского) университета.

Средства к существованию Ф. В. пришлось добывать разного рода работами, он был воспитателем в детском доме, управдомом жакта, сторожем в магазине, грузчиком в порту и т. д., он вел и общественную работу в качестве члена академического сектора факультета. С первых же курсов университета Ф. В. участвовал в работе Ботанического кружка при кафедре ботанической географии, и вскоре стал одним из любимых учеников руководителя кружка проф. Н. А. Буша. На этом кружке Ф. В. выступал несколько раз с докладами о почвах и растительности Белоруссии.

В 1925 г., будучи студентом III курса университета, Ф. В. принял участие в геоботанической экспедиции по изучению растительности Вологодской губернии, экспедицией руководил А. П. Шенников.

По свидетельству Шенникова, первые же шаги экспедиционной деятельности Ф. В. выявили в молодом студенте энергичного и наблюдательного исследователя. Ему была поручена самостоятельная работа по изучению растительных сообществ Коношской лесной дачи Глубоковского лесничества. После камеральной обработки материалов Ф. В. написал одну из своих первых научных работ (1927). В этой статье, которая явилась дипломной работой, он подробно характеризует впервые выделенные А. А. Красюком желтоподзолистые почвы, приводит их описания, а также высказывается о их возможном генезисе (результат двух идущих одновременно процессов: элювиального и подзолообразовательного). Подробно изучив условия существования 10 ассоциаций еловых лесов, Ф. В. приходит к выводу, что «каждая ассоциация имеет свой определенный круг условий, за пределы которого она не выходит, свой, так сказать, „экологический ареал“» (1927, стр. 40). Эта работа, кроме конкретной характеристики растительности лесов западной части Вологодской губернии, ранее не изученных, трактует и более общий вопрос геоботаники о приуроченности растительных ассоциаций к определенным местообитаниям, особенно в строго очерченных геологических условиях. Следует отметить, что и во всей своей последующей научной деятельности Ф. В. никогда не игнорировал принципов теснейшей взаимосвязи растительного покрова со средой.

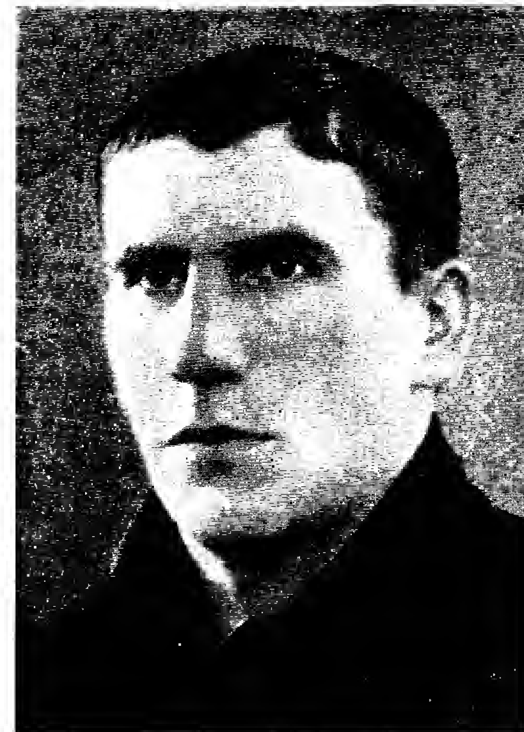
Дальнейшая научная деятельность Ф. В. Самбука проходила в системе Академии наук СССР. После первой экспедиционной поездки в 1925 г. еще студентом, он был принят в Ботанический музей АН СССР в качестве препаратора.

После окончания Ленинградского университета и проведения ряда самостоятельных полевых исследований Ф. В. был в 1927 г. переведен на должность научного сотрудника I разряда, а в 1930 г. назначен ботаником Ботанического музея. После слияния Ботанического музея АН СССР и Ботанического сада Наркомзема РСФСР в единый Ботанический институт Академии наук СССР Ф. В. был зачислен в отдел геоботаники на должность ботаника, где и работал до момента ареста (17 IX 1937). С организацией в 1931 г. Института оленеводства ВАСХНИЛ (позднее отдел оленеводства Арктического института) Ф. В. работал в этом учреждении несколько лет по совместительству. После упомянутой выше первой экспедиции, он ежегодно проводил полевые исследования растительности ряда районов, преимущественно Севера нашей страны.

В начале лета 1926 г. Ф. В. принял участие в ботанических исследованиях, проведенных под руководством С. С. Ганешина в бассейне р. Облы, притока р. Луги (Ленинградская область). Результаты этих работ опубликованы в отдельной статье (1930). Во второй половине лета этого же года он предпринимает поездку на нижнюю Печору. Участие за один летний сезон в двух экспедициях в столь различные районы характеризует недюжинную энергию Ф. В. и его неудержимую страсть к науке.

Поездка для изучения лугов по нижней Печоре навсегда связала Ф. В. с природой Севера, исследованию которого он посвятил много внимания и энергии.

В результате первой своей поездки на Печору Ф. В. опубликовал краткую информационную заметку (1926), а в марте 1927 г. выступил с докладом на совещании геоботаников-луговедов при Государственном луговом институте (ныне Институт кормов). Этот доклад опубликован в трудах совещания (1927), участники которого высоко оценили широкий ботанико-географический подход Ф. В. Самбука при изучении поемных лугов Печоры. С исследованиями растительного покрова бассейна этой могучей реки Севера европейской части СССР связан существенный этап в научной деятельности Ф. В. Участвуя в течение ряда лет в полевых исследованиях бассейна р. Печоры, Ф. В. собрал огромный фактический материал о растительном покрове этого района. Можно только удивляться быстроте обработки материалов и написания научных монографий, посвященных растительности Печоры. Одна за другой выходят крупные работы этой серии: Über die Natur der Alluvialwiesen des Petschora-Tales (1929); «Ботанико-географический очерк долины Печоры» (1930); «Основные типы лугов в пойме средней Печоры» (1931), и, наконец, «Печорские леса» (1932).



Можно с уверенностью сказать, что ни одна из наших северных рек не получила такого монографического описания растительного покрова ее бассейна, как Печора. В упомянутых работах Ф. В. Самбука на широком ботанико-географическом фоне дается не только подробное описание луговой и лесной растительности, но и решается целый ряд общих вопросов геоботаники и в особенности луговедения и лесоведения.[1] Среди этих вопросов можно отметить рассмотрение роли климатических и эдафических факторов в размещении растительного покрова водоразделов, долины и поймы, вопросы вторичности и первичности аллювиальных лугов и поемных березняков, вопросы происхождения печорской флоры и роль рек бассейна Печоры в расселении ее элементов, динамические явления в растительности луговых и лесных ассоциаций, их классификация, зональное разделение и районирование и многие другие.[2] Печорские работы выдвинули Ф. В. Самбука в число видных геоботаников нашей страны. В этой серии работ изучение растительного покрова он теснейшим образом связывает со всем природным комплексом. При геоботаническом изучении территории Ф. В. никогда не упускал из вида вопросов использования растительности в интересах народа. Например, заканчивая описание печорских лесов он пишет: «Задача сегодняшнего дня, касающаяся также и лесов, дать ключ к наиболее выгодному построению лесного хозяйства, приспособить хозяйство к интересам человека, заставить природу дать нам иные сочетания, чем мы наблюдаем в действительности» (1932, стр. 238).

Стремление Ф. В. не только изучить растительный покров, но и наметить пути рационального использования и преобразования его, особенно отчетливо выявилось на примере печорских лугов. В двух научно-популярных работах: «Печорские луга»

[1] В. Н. Сукачев всегда включал работы Ф. В. Самбука («Печорские леса» и др.) в список литературы, реферируемой на спец. семинаре кафедры геоботаники ЛГУ.

[2] В работе «Печорские леса» Ф. В. Самбук впервые для севера СССР приводит карты ареалов отдельных лесных ассоциаций.

(1931) и «Поемные луга бассейна Печоры» (1934) Ф. В. Самбук дал четкую природную характеристику типов лугов, их площадей и урожайности и провел районирование природных кормовых угодий с выделением конкретных участков, где можно организовать колхозы и совхозы. В этих работах он показал себя как геоботаник-луговед с четкими практическими устремлениями.

После работы в бассейне р. Печоры и опубликования собранных им основных материалов Ф. В. начинает заниматься изучением растительности тундр Северного края. Метафорически выражаясь, можно сказать, что мощная Печора как бы вынесла на своих водах Ф. В. Самбука в тундры европейской части СССР, и он в дальнейшем устремил свои взоры на разработку основных вопросов тундроведения и пастбищного хозяйства на Крайнем Севере.

Великая Октябрьская социалистическая революция внесла в жизнь северных окраин нашей страны крупнейшие преобразования. Организация оленеводческих колхозов и совхозов вызвала совершенно новые задачи освоения территории. Протоптанные веками пастбищные тропы индивидуальных хозяйств оленеводов не вмещали объединенные стада коллективных хозяйств и совхозов. Все это вызвало необходимость углубленного геоботанического изучения оленьих пастбищ и разработки приемов их использования в новых условиях крупных социалистических хозяйств.

В 1927—1928 гг. в тундрах Северного Края по инициативе и под руководством Н. А. Перфильева организуются геоботанические исследования оленьих пастбищ.[1] Вместе с В. Н. Андреевым и А. А. Дедовым в разработку пастбищной проблемы активно включается и Ф. В. Самбук. До 1926 г. в нашей отечественной литературе была опубликована только одна работа, посвященная оленьим пастбищам.[2] Благодаря усилиям коллектива первых советских геоботаников-тундроведов (В. Н. Андреев, Б. Н. Городков, А. А. Дедов, А. И. Лесков, Н. А. Перфильев, Ф. В. Самбук, З. Н. Смирнова, В. Б. Сочава, А. И. Толмачев) за 5—7 лет были разработаны совершенно новые приемы изучения тундр, учета их продуктивности и организации выпаса оленей в тундрах. Одним из первых итогов работ геоботаников-тундроведов было опубликование сборника статей «Оленьи пастбища северного края» (1931). В предисловии к первому выпуску сборника, отмечая новизну и оригинальность исследований тундры как пастбища, Н. А. Перфильев писал: «. . . эти работы, без сомнения, кладут начало планомерного изучение наших тундровых пастбищ и намечают ряд вех, по которым должно пойти использование тундры при построении нового социалистического оленеводческого хозяйства» (стр. 4).

Изучению оленьих пастбищ Ф. В. отдается со всей страстностью своей натуры. Разработка новых проблем геоботанического изучения пастбищного вопроса в оленеводстве занимает большое место в дальнейшем научном творчестве Ф. В. Самбука.

Начало работ по планомерному геоботаническому изучению тундр вызывало необходимость разработки методики исследований. На первом совещании тундроведов-геоботаников (11 декабря 1930 г.).[3] Ф. В. Самбук сделал доклад «Методика практической работы в тундрах Северного Края», в котором выдвинул основные положения, впоследствии развитые в «Методике маршрутных исследований тундровых пастбищ» (1931). Эта публикация имела большое значение для развития геоботанических работ на Крайнем Севере. Прежде всего возник вопрос об основной таксономической единице при геоботанических исследованиях в тундре. Авторы первого сборника «Оленьи пастбища Северного Края» Андреев, Дедов и Самбук оперировали с обычными категориями геоботаники — формациями и ассоциациями, выделяя последние по господствующим видам. Вместе с тем исключительная пестрота растительного покрова тундры (мозаичность, микрокомплексность) поставила геоботаников в затруднение при выделении таксономических единиц, имеющих хозяйственное значение. Ф. В. Самбук впервые в своей «Методике» (1931) в качестве основной таксономической единицы при практических работах выделяет тип тундры, в который объединяются «участки, составленные однообразно сочетающимися растительными ассоциациями, приуроченные к определенным условиям рельефа, имеющие сходный внешний вид (микро- и нанорельеф), подвергшиеся примерно одинаковой степени выпаса» (стр. 6).

Следует указать, что введение в понятие типа тундры нового элемента — степени выпаса — лишает тип тундры определенности и четкости. По существу, выдвигается вопрос о неопределенно большом количестве пасторальных вариантов типа тундры, которые при разной интенсивности выпаса весьма трудно учесть, а тем более классифицировать.[4] Можно не соглашаться с той или иной формулировкой понятия типа

---

[1] Обследование тундр бассейна рр. Анадыря и Пенжины с 1929 года было начато В. Б. Сочава.

[2] Городков Б. Н. Оленьи пастбища на севере Уральской области. Сб. Урал, № 8, 1926, стр. 1—12, Свердловск.

[3] См. ст. «Совещание тундроведов-геоботаников». Сов. Север, № 1, 1931 г., стр. 126—131.

[4] Следует отметить, что позднее Ф. В. Самбук дает определение типа тундры, несколько отличающееся от приведенного: «В тип тундры обычно мы объединяем участки со сходной растительностью, на одних и тех же почвах, расположенных в близких условиях рельефа и одинаковые по своему внешнему виду» (1933, стр. 18). Здесь интенсивность выпаса из определения типа тундры исключена.

тундры, но очевидно одно, что тундроведы в исследованиях для практических целей не могли оперировать с ассоциациями и в силу необходимости пришли к более укрупненной, в сущности ландшафтной единице. Однако эта ландшафтная единица имеет и почвенно-ботаническое лицо, а следовательно, и обладает определенными хозяйственными чертами.[1]

Ф. В. Самбук в «Методике» намечает цельную программу изучения типа тундры: 1) Описание, принятыми в геоботанике методами, растительных ассоциаций, встреченных в объеме типа; 2) определение в каждой ассоциации проективного покрытия разных групп растений методом пробных площадок (от 50 до 200 площадок в каждой ассоциации); 3) выяснение динамики и развития типа; 4) изучение влияния пастьбы; 5) изучение фенологии типа.

Кроме изучения природных и производственных свойств типа тундры, в «Методике» выдвигаются два метода нанесения их на карту: 1) линейный метод и 2) метод пробных площадок. Далее, в «Методике» предлагается составление хозяйственной карты и выявления бонитетов пастбищ. В один бонитет пастбищ, по Ф. В. Самбуку, входят «все участки тундры одинаковые в хозяйственном отношении, а такими, как показал нам опыт, будут участки с одинаковым проективным обилием разных групп растений» (стр. 28).

Кроме бонитета, Ф. В. выделяет также понятие «тип пастбища», под которым автор понимает «близкие (однородные) в кормовом отношении участки тундры одного сезона использования» (стр. 36). Наконец, на карте выделяются районы разного сезона использования, что чрезвычайно важно для организации правильной эксплуатации пастбищных территорий. В приложении к «Методике» дана краткая характеристика основных типов (14 типов) Малоземельской тундры.

По прочтении «Методики» остается впечатление, что это первый шаг в разработке методических приемов по изучению оленьих пастбищ. Это как бы непосредственные первые итоги только что проведенных полевых наблюдений, пока еще не подкрепленные солидными методическими исследованиями.

А. И. Толмачев в предисловии к «Методике» совершенно правильно отметил, что в ней отсутствует указание на важность изучения снежного покрова в тундре. Можно также указать, что многие вопросы организации пастбищного режима, определения продуктивности, вычисления оленеемкости и ряд других, не затронуты в «Методике». Многие из них и не могли быть затронуты из-за полного отсутствия материалов. Однако, несмотря на ряд упущений и недостатков, значение «Методики» для развития геоботанических исследований в тундре исключительно, она ознаменовала собою поворот внимания геоботаников к насущным практическим вопросам. Методика была оригинальна от начала до конца, так как нигде в мире не было опыта геоботанических исследований оленьих пастбищ в целях социалистического переустройства хозяйства аборигенных народов Севера.[2] Нет сомнения, что многие положения «Методики» в настоящее время уже устарели и изжили себя, но для своего времени, это был вклад в советское тундроведение.

В дальнейшем Ф. В. продолжал разработку методических вопросов по исследованию тундр. В 1932 г. выходит в свет «Программа для геоботанического изучения тундры», написанная Ф. В. Самбуком совместно с А. А. Дедовым и В. Б. Сочава при участии В. Н. Андреева и А. И. Лескова.[3] В этой работе основу составляют те положения, которые развивались Ф. В. в «Методике», однако включено много новых дополнительных сведений. Так, например, в «Методике» для определения продуктивности пастбищ в качестве основного метода выдвигается определение проективной полноты основных кормовых групп, в «Программе» же отводится должное внимание и весовому методу.

Особое место в своих методических исследованиях Ф. В. уделяет вопросу прироста и возобновления лишайников. Важность этой проблемы для Севера не подлежит сомнению в связи с необходимостью определения оленеемкости и пастбищеоборота оленьих пастбищ. Ф. В. в 1926 г. по поручению Комитета Севера при Президиуме ВЦИК закладывает возле Печорской с.-х. станции опыты по выяснению быстроты возобновления и роста ягеля, а также намечает пути к разрешению ягельной проблемы на Севере (1928).

В дальнейшем Ф. В. не оставляет этого вопроса: он проводит двукратный учет (в 1928 и в 1933 гг.) на опытных делянках по приросту ягеля и публикует первую на русском языке работу — сводку по приросту и возобновлению лишайников (1936).[4]

---

[1] Следует отметить, что понятие «тип тундры» весьма близко к понятию «биогеоценоз» В. Н. Сукачева.

[2] Мы, конечно, не можем согласиться с той резкой критикой «Методики» Ф. В. Самбука, с которой выступили Андреев и Дедов (Сов. ботаника, № 2, 1933). Напомним, что, как нам представляется, Ф. В. Самбук (1934), дал достаточно серьезные и исчерпывающие объяснения на критические замечания упомянутых авторов.

[3] Во 2-м издании «Программ» (1936) раздел, посвященный исследованию тундры, написан Б. Н. Городковым.

[4] Позднее этим вопросам посвятили свои работы Б. Н. Городков (Советское оленеводство, вып. 8, 1936) и В. Н. Андреев (Геоботаника, вып. 9, 1954).

В 1932 г., по решению Коллегии Наркомзема СССР, проводилась инвентаризация кормовых угодий всей страны. В тундровой зоне СССР эту работу возглавил сектор геоботаники и кормов Института оленеводства.[1] В работах по инвентаризации оленьих пастбищ Ненецкого округа Северного Края принимал участие и Ф. В. Самбук. Он посетил Большеземельскую тундру в районе Хайчудырской губы (1933). В работе Ф. В. «Кормовые угодья Ненецкого округа Северного Края» (1934) дан очерк природных условий, а также отмечены зональные черты ненецких тундр, Самбук выделил 26 геоботанических районов с характеристикой основных направлений пастбищного использования их. В особой главе описаны типы тундр, а также дан очерк пастбищного хозяйства с вычислением запаса кормов по типам пастбища и оленеемкости по отдельным районам летовок. Хотя вычисления автора и носили сугубо ориентировочный характер, но работа имела огромное значение для планирования развития оленеводства в Ненецком округе Северного Края.



У переправы через р. Хатангу на Таймыре.

В 1933 г. Ф. В. посетил север Кольского полуострова в составе экспедиции Института оленеводства. В результате обработки добытых материалов Ф. В., совместно с О. С. Полянской, В. А. Пряхиным и А. С. Салазкиным, была написана работа «Оленьи пастбища и растительный покров Мурманского округа» (1936).

В 1933 г. закончились исследования Ф. В. на севере европейской части СССР и он перенес все свое внимание на далекий Таймыр.

В 1934—1935 гг. Ф. В. работал начальником Таймырской экспедиции Всесоюзного арктического института.[2] Здесь в полную меру развернулся его организаторский талант научного руководителя. Успешно проведя полевые исследования в лесотундре и тундре Таймыра, Ф. В. с жаром принялся за обработку таймырских материалов. С утра и до вечера сидел он в то время в Сибирском гербарии Ботанического института АН СССР (БИНа), с головой уйдя в работу. Для Феодосия Викторовича в то время не существовало других интересов, кроме Таймыра. Пишущий эти строки не может не вспомнить, как любой разговор с Ф. В. неизбежно приводил к таймырским темам. Он делился с собеседниками и открытиями новых видов, и своими подходами к классификации растительности, и взглядами на безлесье тундры.

Впереди открывались перспективы подведения итогов и начала новых больших работ. Обработав значительную часть таймырских материалов, Ф. В. написал ряд статей. Он дал «Краткий очерк растительности Таймыра» (1937), где наметил основные типы тундр и редколесий, а также зональное расчленение растительности полуострова. На основе таймырских материалов Ф. В. высказал свои взгляды на классификацию тундр, отрешившись от признания единого тундрового типа растительности и обосновал представление о развитии в тундровой зоне ряда типов растительности (1937).

[1] Руководителем сектора геоботаники и кормов Института оленеводства в то время был Б. Н. Городков.

[2] В состав экспедиции входили геоботаники: М. Н. Аврамчик, В. Д. Александрова, А. Н. Виноградова и Л. Н. Тюлина.

Нельзя не отметить также его работу «Пределы лесов на Таймыре» (1937), в которой он полемизирует с Л. Н. Тюлиной по вопросу о динамике северной лесной границы. Хотя его взгляды об отступании леса к югу исследованиями последних лет не подтвердились, но многие другие высказанные им положения до сих пор не потеряли своего научного значения. Наконец, на основе флористических материалов, собранных на Таймыре, особенно в Центрально-Сибирском нагорье и в бассейне р. Котуя, Ф. В. описал ряд новых видов растений. Сведя все данные по флоре воедино, Ф. В. написал «Хатангскую флору», к сожалению, не увидевшую свет и, более того, совершенно утраченную в рукописи.[1]

Вторым большим итогом исследований Ф. В. на Таймыре является монография «Растительность тундры и лесотундры Таймыра».[2]

Так же как и в упомянутых выше работах «таймырского периода», следует отметить повышенный интерес Ф. В. к теоретическим вопросам тундроведения.

Ф. В. обнаружил широкий подход к обсуждению основных принципиальных вопросов изучения растительности тундровой зоны (зональность, принципы классификации растительности и критерии выделения типов растительности, динамические явления на границе леса, роль снежного покрова для существования растительности, филоценогенез некоторых формаций и др.).[3]

Итоговую работу «Растительность тундры и лесотундры Таймыра» Ф. В. Самбук представил 25 IV 1937 в Квалификационную комиссию Ленинградского университета в качестве докторской диссертации.[4] Защите, однако, не суждено было состояться.

Летом 1937 г. Ф. В. посетил юго-осетинский горно-луговой стационар. Вернулся 7 IX из командировки в Юго-Осетию и проработал в Ботаническом институте только 10 дней.

Любивший природу Припечорья, луга и леса Печоры, зеркальную гладь ее вод, Ф. В. вновь попал сюда, но уже не как энтузиаст-исследователь, покоритель печорских таежных дебрей. К сожалению, ничего не известно об этом тяжелом периоде жизни Ф. В. Известно, что он умер в 1942 г. Реабилитирован Феодосий Викторович посмертно, 28 октября 1957 г.

В заключение хочется сказать несколько слов о человеческих качествах Ф. В. Преданность науке, целеустремленность в работе сочетались с многогранностью его натуры. Мне иногда казалось, что природа наделила этого коренастого, несколько сурово смотревшего из-под своих густых бровей человека, энергией, предназначенной по крайней мере на троих.

Он был жизнелюбом в самом широком и благородном смысле этого слова. Среди друзей он был веселым, жизнерадостным и остроумным собеседником. Любил стихи. Был прекрасным стрелком и неоднократным победителем на стрелковых соревнованиях в г. Ленинграде. После возвращения из экспедиций на Север, во время отпуска и в свободные дни он весь свой досуг проводил на охоте. Ф. В. отличался прямотой в суждениях, доброжелательным отношением к людям, настойчивостью в выполнении поставленной цели. Таким мы знали его в коллективе Отдела геоботаники Ботанического института.

Первые научные работы Ф. В. Самбука датируются 1926 годом, а последние — 1937-м. За десять лет своей творческой работы Ф. В. сделал очень многое, обогатив геоботанику, ботаническую географию и особенно тундроведение научными трудами большого принципиального значения.

[1] Еще в ранних работах можно отметить повышенный интерес Ф. В. к флористике и систематике. Им опубликован ряд работ по систематике растений, и в 1928—1929 гг. он дал описания нескольких новых видов.

[2] Машинописная копия этой рукописи, объемом 186 стр., хранится в Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института АН СССР и в настоящее время готовится к опубликованию.

[3] Интерес к теоретическим вопросам тундроведения стимулировался у Ф. В. также его работой над курсом «История флоры и растительности СССР», который он начал читать с 1936/37 уч. года на кафедре ботанической географии ЛГУ (зав. кафедрой Н. А. Буш). К сожалению, он смог прочесть только раздел по «Истории флоры и растительности тундры».

[4] Степень кандидата биологических наук была присуждена Ф. В. по совокупности работ. Квалификационная комиссия Биологической ассоциации АН СССР (ныне Отделение биологических наук) в своем решении от 14 IV 1934 признала научную квалификацию Ф. В. Самбука высокой и предложила ему выступить с защитой одной из опубликованных им работ в качестве диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук.

Прошло 25 лет с тех пор, как прекратилась деятельность Ф. В., но можно только мысленно представить себе, сколь многое он мог бы внести в отечественное тундроведение за истекшую четверть столетия. Многое предстоит восполнить молодым геоботаникам-тундроведам, отдающим свои силы изучению растительности Крайнего Севера.

Феодосия Викторовича Самбука не стало, но память о нем не должна быть забыта в поколениях советских ботаников, так как он весь свой талант, всю свою недюжинную энергию и страсть отдавал развитию нашей науки.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Ф. В. САМБУКА [1]

1926

Предварительный краткий отчет об исследовании растительности нижнего Припечорья в 1962 г. В сб.: Отчет о командировках и экспедициях Академии наук в 1926 г., Изд. АН СССР, Л.: 103—108.

1927

Растительные ассоциации на желтоподзолистых почвах Коношской дачи, Вологодской губернии. Журн. Русск. бот. общ., т. 12, № 1—2 : 33—58.

Результаты исследования лугов по Нижней Печоре. Тр. совещаний по вопросам луговедения и опытного луговодства, вып. I, изд. Гос. лугового инст., М. : 80—82.

1928

О ботанико-географических подзонах долины р. Печоры. Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Изд. русского бот. общ., Л. : 126.

Естественные луга и первичные березняки в пойме Печоры. Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде, в январе 1928 г. Изд. Гос. русск. бот. общ., Л. : 126—127.

Новые растения в Печорской флоре. Известия Академии наук СССР, Отделение физ.-мат. наук, Л. : 45—48, табл. 3.

Достижения и пути к разрешению «ягельной» проблемы. Северная Азия, № 2 : 101—105.

1929

К флоре Севера европейской части СССР. Журн. Русск. бот. общ., т. 14, № 1 : 51—59.

Обзор двух видов *Delphinium*. Журн. Русск. бот. общ., т. 14, № 4 : 417—424.

Über die Nutur der Alluvialwiesen des Petschora-Tales. Englers Bot. Jahrb., Bd. LXIII, Heft 1 : 86—122.

1930

Ботанико-географический очерк долины реки Печоры. Тр. Бот. муз. АН СССР, вып. XXII, Изд. АН СССР, Л. : 49—145.

Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна реки Облы, притока реки Луги. Тр. Бот. муз. АН СССР, вып. XXII, Л. : 277—810.

1931

Геоботаническая характеристика зимних оленьих пастбищ у устья Печоры. В сб.: Оленьи пастбища Северного края, вып. 1, Изд. Севкрайгосторга, Архангельск: 136—167.

Методика маршрутных исследований тундровых пастбищ. Тр. Полярной комисс. АН СССР, вып. 6, Изд. АН СССР и Севкрайгосторга, Л.: 1—48.

Основные типы лугов в пойме Средней Печоры. Тр. Бот. муз. АН СССР, вып. XXIII, Л. : 23—145.

Печорские луга. Журн. «Хозяйство Севера», № 5—6, Изд. Севкрайплана, Архангельск : 1—17.

1932

Печорские леса. Тр. Бот. муз. АН СССР, Л., вып. XXIV, Изд. АН СССР : 63—250.

Программа для геоботанического изучения тундры.

[1] В списке не упомянуты многочисленные рефераты и газетные статьи.

В кн.: Программы для геоботанических исследований. Изд. АН СССР, Л. : 26—41. (Совместно с А. А. Дедовым и В. Б. Сочава, при участии В. Н. Андреева и А. И. Лескова).

1933

Предисловие к сборнику Оленьи Пастбища Северного Края. Сб. II, Изд. АН СССР, Л. : 1—8.

Пастбищные угодия первого ненецкого оленеводческого колхоза. Оленьи пастбища Северного Края. Сб. II, Изд. АН СССР, Л. : 9—52.

Работы в тундрах Северного Края. Вестн. АН СССР, № 8—9 : 78—83.

1934

Поемные луга бассейна Печоры. Коми научно-исслед. инст., Коми Госиздат, Сыктывкар : 1—53.

Кормовые угодья тундр Ненецкого округа Северного Края. Советское оленеводство, I : Л. 67—98.

По поводу рецензии Андреева В. Н. и А. А. Дедова (Сов. бот. № 2, 1933 : 101—107). Сов. бот., № 2, 166—172.

Подзоны Припечорских тундр. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, геоботаника, вып. 1, Л. : 29—52. (Совместно с А. А. Дедовым).

1935

Письма из Таймырского округа. Сов. Север, № 3—4 : 145—149.

1936

Прирост и возобновление лишайников. Природа, № 6 : 79—90.

Оленьи пастбища и растительный покров Мурманского округа. Тр. Арктич. инст., т. LXXII : стр. 7—312. (Совместно с А. С. Салазкиным, О. С. Полянской, В. А. Пряхиным).

1937

Краткий очерк растительности Таймыра. Проблемы Арктики, № 1 : 127—153.

О классификации растительности тундровой зоны. Сов. бот., № 2 : 34—51.

Пределы лесов на Таймыре. Бот. журн. т. 22, № 2 : 209—224.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

Б. А. Тихомиров.

МИХАИЛ СЕМЕНОВИЧ ЯКОВЛЕВ

(К 60-летию со дня рождения)

19 ноября 1962 года исполняется 60 лет доктору биологических наук, профессору Михаилу Семеновичу Яковлеву — крупному анатому и эмбриологу растений.

М. С. Яковлев является представителем той части советской интеллигенции, которая смогла получить образование и приложить свои способности благодаря завоеваниям Великой Октябрьской Социалистической революции. Выходец из крестьянской среды, М. С. с ранних лет вынужден был сам прокладывать себе дорогу к знанию. Способности и хорошие успехи обеспечили ему получение земской стипендии в высшем начальном городском училище в г. Торжке, что позволило продолжать учение, несмотря на смерть отца, погибшего на фронте во время первой империалистической войны. Момент окончания городского училища совпал с Великой Октябрьской Социалистической революцией, широко открывшей двери средней и высшей школы для рабочей и крестьянской молодежи.

Окончив среднюю школу, М. С. уехал в Ленинград, где поступил в Сельскохозяйственный институт, который окончил в 1925 г. Его первая работа по изучению изменчивости морфологических и анатомических признаков льна-долгунца на фоне различных площадей питания была выполнена под руководством проф. В. Е. Писарева на Центральной генетической и селекционной станции в г. Пушкине. Разработка этой темы требовала углубленного изучения анатомии растений. Эта, новая для него

область знания, целиком захватила М. С., чему в значительной степени способствовала поддержка и внимание к его работе со стороны акад. Н. И. Вавилова, о котором с большой теплотой и любовью вспоминает Михаил Семенович. По заданию Вавилова им была проделана большая и интересная работа по установлению числа сосудисто-волокнистых пучков в колеоптиле пшениц. Около двадцати тысяч срезов было сделано с молодых проростков разнообразных сортов пшениц, собранных Вавиловым со всех концов земного шара. Это позволило выявить закономерность в распределении числа сосудисто-волокнистых пучков в зависимости от географического происхождения.

Институт прикладной ботаники, переименованный затем во Всесоюзный институт растениеводства, становится центральным научным учреждением в области всестороннего изучения культурных растений. Здесь, в цитологической лаборатории проф. Г. А. Левитского и анатомической лаборатории проф. В. Г. Александрова, М. С. завершает свое научное образование, получает ученую степень кандидата биологических наук без защиты диссертации и ученое звание старшего научного сотрудника.

В 1939 г. М. С. перевелся в Ленинградский сельскохозяйственный институт, в котором работал до 1944 г. на кафедре генетики с основами цитологии, совмещая педагогическую работу с исследовательской и административной.

В 1944 г. М. С. был утвержден в докторантуре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), которую окончил в 1946 г., защитив докторскую диссертацию на тему «Опыт построения системы злаков на основе изучения морфологии зародыша и структуры эндосперма». С этого времени он работает в БИНе в Отделе морфологии и анатомии растений; в настоящее время руководит организованной им лабораторией эмбриологии растений.

В исследовательской деятельности М. С. Яковлева имеются, таким образом, два четко выраженных периода, из которых первый связан с его деятельностью как анатома в Институте растениеводства, а второй — с его эмбриологическими исследованиями, проводимыми в БИНе.

Интересы М. С. в области анатомии весьма разносторонни, это исследования над формированием стеблей льна, одного из важнейших лубо-волокнистых растений, изучение морфологии крахмального зерна с целью выявления путей возникновения сортовых различий у культурных растений, и, наконец, изучение зародышей в связи с экологической приспособленностью и филогенетическими отношениями.

В исследованиях по анатомии льна, выполненных М. С. на основе опытов с различными площадями питания, было показано наличие определенного антагонизма между деятельностью камбия и перицикла — двух образовательных тканей, слагающих, с одной стороны, структуру древесины, а с другой, — луб. Эти работы дали очень многое для понимания закономерностей, управляющих формированием стебля. Были широко развернуты исследования по изучению онтогенеза различных типов культурного льна с сопоставлением особенностей формирования важнейших тканей стебля.

Работая над льном, М. С. проявил себя прекрасным методистом и изобретательным экспериментатором. Так, им усовершенствован способ приготовления срезов для массовых исследований, позволяющий пропускать в короткое время большой материал. Для селекции это имело очень большое значение. Им также усовершенствован и упрощен весь процесс получения микрофотографий.

Исследования над крахмальными зернами дали М. С. возможность показать широкую картину их морфологического разнообразия в пределах одного и того же растения, в зерновках различных сортов овса и кукурузы, а также в клубнях картофеля. Эти исследования значительно раздвинули границы наших представлений о крахмальных зернах в связи с физиологической деятельностью пластидного и хондриозомного аппарата растительной клетки.

Особенно ценными и оригинальными следует признать исследования М. С. над зародышами злаков. Еще в начале своей научной деятельности он занялся выявлением числа сосудисто-волокнистых пучков в колеоптиле проростков пшеницы. В свете оживленных в то время споров по поводу центров происхождения пшениц и филогенетических отношений среди этой группы злаков, исследование, выполненное М. С., имело большое значение и возбудило значительный интерес.

Позднее, непрерывно изучая строение зародышей злаков и стремясь выяснить филогенетическое значение отдельных их органов, М. С. обратил внимание на эпибласт. Предпринятые им исследования показали, что у пшениц с различными экологическими свойствами степень развития эпибласта различна. Особенно сильно эпибласт развит у пшениц, приспособленных к произрастанию в засушливых условиях. В эпибласте М. С. видит орган, помогающий зародышу поглощать воду и проводить ее к узлу сосудистых пучков, питающих щиток, почечку и корешок зародыша. В одной из дальнейших работ он экспериментально устанавливает значение колеоптиле зародыша, как приспособления для пробивания почвенной корки. Как показали дальнейшие его исследования, эпибласт не является рудиментом второй семядоли, а представляет собою вторичное образование, своего рода складку, образовавшуюся над зародышевыми корешками в связи с искривлением главного зародышевого корешка.

С переходом М. С. Яковлева в БИН им были развернуты и осуществлены глубокие исследования по эмбриологии покрытосеменных растений и, в частности, по эмбриогенезу обширного и практически важного семейства злаков. Опубликованная им монография «Структура эндосперма и зародыша злаков» имеет существенное значение для

теоретической разработки вопросов естественной классификации и установления филогенетических связей в пределах этого семейства.

Именно здесь, в стенах крупнейшего ботанического учреждения нашей страны, Михаилу Семеновичу представилась возможность осуществить исследования по эмбриогенезу покрытосеменных, имеющие большое теоретическое значение для решения проблем филогении цветковых растений.

Из многих работ юбиляра, опубликованных за время его исследовательской деятельности в БИНе, особенно следует отметить данные, полученные в результате исследования эмбриогенеза пеонов. Независимость научного мышления, свободного от слепого доверия к установившимся в науке положениям, позволила М. С. обнаружить у пеонов неизвестный до того в эмбриологии покрытосеменных растений тип развития зародыша. Полученные им данные имеют очень большое значение; они позволяют, правда, пока в общей форме, высказать определенные соображения о наличии у покрытосеменных общих предков с голосеменными, кроме того, они дают новый материал тем систематикам-филогенетикам, которые по ряду анатомо-морфологических признаков выделяют пеоны из семейства лютиковых в отдельное семейство пеоновых.



Результаты исследований по эмбриогенезу пеонов были доложены на Международном ботаническом конгрессе в Канаде, участником которого являлся Михаил Семенович, и опубликованы как в Советском Союзе, так и за границей. Несмотря на появившееся в индийском ботаническом журнале переисследование этого интересного объекта, приведшее его автора к противоположным выводам, новые данные М. С., подтвержденные также американскими исследователями, с неопровержимой убедительностью доказывают правильность и приоритет полученных им результатов. Открытие нового типа эмбриогенеза заставило М. С. пересмотреть разработанные Шнарфом и Джогансеном классификации эмбриональных типов и внести в них свои коррективы.

Помимо научной деятельности, М. С. Яковлев всегда много внимания уделял также педагогической, административной и общественной деятельности.

Ряд лет он весьма успешно вел педагогическую работу в Ленинградском сельскохозяйственном институте, затем в Педагогическом институте им. Покровского. В БИНе под его руководством были выполнены несколько кандидатских и одна докторская диссертации. М. С. зарекомендовал себя опытным администратором, работая в течение последних десяти лет на посту заместителя директора Ботанического института АН СССР. Лаборатория эмбриологии растений БИНа, коллектив которой сплотил и возглавил Михаил Семенович, благодаря его неутомимой деятельности превратилась за короткий срок в одну из ведущих лабораторий в этой области науки в нашей стране.

Сотрудники Ботанического института неоднократно избирали М. С. Яковлева секретарем партийной организации и председателем местного комитета. В настоящее время М. С. ведет большую и ответственную работу в Ботаническом обществе, являясь заместителем главного редактора Ботанического журнала АН СССР.

Имя Михаила Семеновича Яковлева хорошо известно ботаникам зарубежных стран, с которыми он ведет научную переписку и обмен оттисками. Во многих странах удалось побывать ему самому (Польша, Канада, Индия, Судан, Эфиопия). По материалам одной из поездок им опубликована научно-популярная книга «Растительность Индии», получившая одобрение научной общественности.

37 лет работает М. С. в области анатомии, морфологии и эмбриологии, он автор свыше шестидесяти научных работ. За безупречную долголетнюю деятельность Михаил Семенович Яковлев награжден в 1953 г. Президиумом Верховного Совета Союза ССР орденом Ленина, а ранее — медалями «За оборону Ленинграда» и «За доблестный труд в Великой Отечественной войне».

Пожелаем же Михаилу Семеновичу здоровья, энергии и успехов в разрешении многих интересных научных проблем.

Ботанический институт
им. В. Л Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

В. Г. Александров и *М. Д. Иоффе.*

(Получено 29 VI 1962).

Vol. XLVII № 10

OCTOBER 1962

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 29 IX 1962 г. М-37525. Бумага 70×108¹/₁₆. Бум. л. 4³/₄. Печ. л. 9¹/₂=13.01 усл. печ. л. +2 вкл. Уч.-изд. л. 16.03. Тираж 3065. Заказ 764.

I типография Издательства АН СССР. Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.